

219

THÈSES

Présentées

À LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR
LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

o.p.

par

Monique PASSAMA - VUILLAUME

o.p.

1^{ère} THÈSE . VARIATIONS PIGMENTAIRES DE MANTIS RELIGIOSA (L)

2^{ème} THÈSE . PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

o.p.

SOUTENUES LE 25-1-1967 DEVANT LA COMMISSION D'EXAMEN

M. GRASSÉ

M. BERGERARD

M. KAHANE

M^{me} FUZEAU-BRAESCH

☐ **COACH** ☐ **GUCCI** ☐ **PRADA** ☐ **CHANEL** ☐ **HERMES** ☐ **LOUIS VUITTON** ☐ **DIOR** ☐ **CELINE** ☐ **BALENCIAGA** ☐ **YVES SAINT LAURENT** ☐ **VERSACE**

2-4

P R E M I E R E P A R T I E -

HISTORIQUE

5 - 8

9

- 10

- ## - GENERALITES SUR LES PIGMENTS TETRAPYRROLIQUES

11 - 13

- 10) Etude de la pigmentation verte de Mantis
religiosa, Sphodromantis viridis, et Locusta
migratoria

14 - 19

- Exposé des résultats chez Mantis religiosa
- Exposé des techniques et des détails expérimentaux
- Comparaison avec la pigmentation verte de Locusta migratoria (souche normale et albinos) et de Sphodromantis viridis

14 - 16

17 - 18

18 - 19

- 2°) Etude de la pigmentation "brune" de Mantis religiosa, Sphodromantis viridis et Locusta migratoria

19 - 26

- Exposé des résultats chez les trois insectes 19 - 23
- Exposé des techniques et des détails expé-
rimentaux 23 - 26

	<u>Pages</u>
3°) <u>Comparaison entre les pigmentations vertes et brunes des trois insectes considérés</u>	26 - 28
4°) <u>Relations entre pigmentation verte et brune des trois insectes considérés</u>	28 - 34
- <u>Observations</u>	28 - 31
- <u>Exposé des techniques et des détails expérimentaux</u>	32 - 34
5°) <u>Nature chimique des pigments bruns par comparaison avec les pigments tétrapyrroliques provenant de l'oxydation acide de GMELIN.</u>	34 - 37
- <u>Exposé des résultats</u>	36
- <u>Exposé des techniques et des détails expérimentaux</u>	36 - 37
 III) AUTRES ASPECTS BIOCHIMIQUES DES PIGMENTATIONS VERTES ET BRUNES	
1°) <u>Etude du pH interne chez Mantis religiosa</u>	37
2°) <u>Etude de la biosynthèse des pigments tétrapyrroliques (biliverdine) chez Mantis religiosa et Locusta migratoria</u>	38 - 39
- <u>Exposé des résultats</u>	38
- <u>Exposé des techniques et des détails expérimentaux</u>	39
3°) <u>Influence de l'irradiation ionisante (β, γ, et X)</u>	40 - 42
- <u>Exposé des résultats</u>	40 - 41
- <u>Exposé des techniques et des détails expérimentaux</u>	41 - 42
 <u>CONCLUSIONS</u>	 43 - 45

DEUXIEME PARTIE

- ETUDE BIOLOGIQUE DES DEUX PIGMENTATIONS DE MANTIS RELIGIOSA ET DU VIRAGE PIGMENTAIRE.

<u>HISTORIQUE</u>	46 - 47
<u>INTRODUCTION</u>	48 - 49



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549028_0016

- 1 -
AVANT - PROPOS
=====

Une partie de ce travail a été effectuée dans les laboratoires de Biologie Animale et de Chimie Biologique de MONTPELLIER. Les résultats obtenus ont constitué une phase initiale de mes recherches. Les travaux ultérieurs ont été réalisés, pour la partie chimique à l'Institut de Chimie des Substances Naturelles de GIF-sur-YVETTE et pour la partie biologique, dans le laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences d'ORSAY.

Je tiens à exprimer ici à Monsieur E. KAHANE, Professeur de Chimie Biologique à la Faculté des Sciences de MONTPELLIER, ma profonde gratitude. Alors que j'étais débutante et sans ressources techniques, il m'a accueillie dans son laboratoire. C'est dans ce cadre stimulant que j'ai bénéficié de toutes les conditions intellectuelles et matérielles favorables au travail scientifique. Je lui suis particulièrement reconnaissante de l'enseignement, des conseils et des encouragements qu'il m'a prodigués avec générosité et sollicitude. Les multiples idées dont il a enrichi nos fréquents entretiens ainsi que la rigueur de son jugement ont orienté et guidé mon travail. Je suis heureuse de lui exprimer l'admiration que m'inspirent l'étendue de ses connaissances et de ses qualités humaines. Je lui apporte enfin l'expression sincère de ma reconnaissance pour m'avoir orientée vers des maîtres et des laboratoires qui m'ont permis, par la suite, de mener à bien mes recherches.

C'est vers Madame FUZEAU-BRAESCH, Maître de Recherche au C.N.R.S. et mon Directeur de Recherche et vers Monsieur BARBIER, Maître de Recherche au C.N.R.S. et mon parrain, que vont ensuite mes remerciements. Monsieur BARBIER a eu la lourde responsabilité de m'initier aux techniques particulièrement délicates de la Chimie des Substances Naturelles et de diriger mes travaux chimiques et biochimiques sur les deux pigmentations. Les résultats obtenus ont donné toutes les indications grâce auxquelles l'étude Biologique a pu être menée avec succès. Madame FUZEAU-BRAESCH m'a permis par son accueil, ses précieux encouragements et conseils, de dégager et développer l'analogie entre les résultats Chimique et Biologique au sein du phénomène de variation pigmentaire. Je leur adresse à tous deux le témoignage de ma sincère reconnaissance.

Que Monsieur le Doyen BERGERARD et Monsieur E. LEDERER, respectivement Professeur de Zoologie et de Chimie Biologique à la Faculté des Sciences d'ORSAY, qui m'ont accueillie dans leurs laboratoires et qui ont toujours suivi et facilité mon travail, trouvent ici l'expression de mes remerciements respectueux.

Je suis heureuse de pouvoir exprimer ma reconnaissance à Monsieur le Professeur P.P. GRASSE, Membre de l'Institut, qui a bien voulu s'intéresser à mes recherches, me donner des conseils particulièrement précieux et enfin, accepter la présidence du Jury de ma thèse.

Je n'oublie pas les collègues et amis, enseignants, chercheurs et techniciens qui m'ont beaucoup apporté par leur aide matérielle et par leur sympathie. Ils savent que mon amitié leur est acquise.

- 2 -
I N T R O D U C T I O N

La mante, Mantis religiosa, se rencontre dans la plupart des pays du sud de l'Europe, sous deux formes pigmentaires : verte et brune.

Jusqu'ici, les travaux chimiques, effectués sur les pigments responsables des colorations de la mante ou d'insectes voisins, ne se sont pas attachés à isoler ou à identifier ces substances. Il importe donc de connaître, d'une part, la nature de ces pigments, et, d'autre part, leur origine endogène ou exogène.

La connaissance du mécanisme biologique des variations pigmentaires vert-brun, est également insuffisante : au moment où j'aborde le problème, deux théories contradictoires sont avancées.

- La première soutenue successivement par BINET, RABAUD, JAMES et ERGENE, prétend que les colorations vertes et brunes sont "l'expression d'un phénomène de mimétisme défensif ou offensif, en relation avec la couleur du substrat ; tout se passe comme si les téguments effectuaient une photographie du milieu dans lequel la mante vit, les téguments étant impressionnés par la couleur du milieu, au moment ou dans les heures, qui suivent la mue" (BINET).

- La deuxième théorie a été exprimée plus récemment par JOVANCIC. Cet auteur montre que la pigmentation de l'insecte résulte de l'action combinée de valeurs précises et limitantes de la température, de l'humidité relative et de l'insolation, sans aucun rapport avec la coloration du substrat.

Qu'il y ait homochromie, ou "valeurs microclimatiques" particulières, on doit trouver dans la nature une gamme d'écotopes permettant la représentation de toutes les proportions de mantes vertes et brunes avec, dans des conditions extrêmes, la réalisation d'un seul type de pigmentation. Une étude climato-écologique statistique des différentes régions habitées par Mantis s'impose donc.

Elle porte sur de nombreuses stations dans les trois zones climato-écologiques du midi méditerranéen. Nous apprenons ainsi que le pourcentage de mantes vertes par rapport à celui des mantes brunes est le même, aussi bien dans les stations du bord de mer, que dans les garrigues centrales ou dans les montagnes de moyenne altitude.

Y a-t-il donc deux races pigmentées, l'une verte et l'autre brune ? Pour répondre à cette question, et avant d'entreprendre des travaux de biométrie, des expériences de croisements entre individus verts et bruns et des études de pigmentation de leur descendants, il faut réaliser un élevage de mantes et trouver, en particulier, les conditions nécessaires à la survie et au développement des larves durant les quatre premiers stades.

Parallèlement à ces travaux, l'étude biochimique des pigmentations de la mante révèle le rôle essentiel, in vitro de l'irradiation lumineuse, dans le phénomène d'oxydo-réduction du brun au vert.

De sa valeur globale dépendent l'apparition et la conservation de la pigmentation verte, ou sa disparition, au profit des pigmentations brunes.

Après toutes les analyses expérimentales précitées, l'intérêt majeur dans l'étude biologique de la pigmentogénèse, se porte obligatoirement sur la recherche du rôle, in vivo, de l'irradiation lumineuse.

Pour la clarté de l'exposé, je divise ce travail en deux grandes parties.

La première partie concerne l'étude chimique puis biochimique des pigmentations vertes et brunes, et la recherche d'une biosynthèse éventuelle des pigments, chez Mantis religiosa, et chez deux insectes voisins, présentant le même dichroïsme vert-brun, Locusta migratoria (race normale et albinos) et une mante d'Afrique du Nord Sphodromantis viridis.

La deuxième partie est consacrée à l'étude biologique des variations pigmentaires de Mantis religiosa.

Elle décrit d'abord les conditions techniques d'élevage et le cycle biologique, l'étude écologique des variations pigmentaires dans les principaux départements du midi méditerranéen, l'étude biométrique comparée des individus appartenant aux deux types de coloration, puis l'étude des conditions exactes d'apparition des deux pigmentations hypodermiques.

Enfin le rôle et le niveau d'action de l'irradiation lumineuse sont étudiés.

La remarquable analogie des résultats obtenus par ces deux études, chimiques et biologiques, permet alors d'établir les règles des changements de pigmentations de Mantis religiosa.

P R E M I E R E P A R T I E

ETUDE CHIMIQUE ET BIOCHIMIQUE
DES DEUX PIGMENTATIONS ET DU VIRAGE PIGMENTAIRE.

Philosophers affirm that colour is
not in bodies but in the mind ;
and the vulgar affirm that colour is
not in the mind, but is a quality of
bodies.

Thomas REID, 1764.

An inquiry into the human
mind. London.

HISTORIQUE DE L'ETUDE CHIMIQUE DES PIGMENTS VERTS ET BRUNS

I° - TRAVAUX SUR LA PIGMENTATION VERTE HYPODERMIQUE DES INSECTES.

Les travaux antérieurs concernant l'étude chimique de la pigmentation verte des insectes peuvent se rattacher à deux groupes: ceux qui considèrent le pigment vert comme une chlorophylle, et ceux qui montrent qu'il n'est pas une chlorophylle.

- Travaux considérant le pigment vert des insectes comme une chlorophylle.

En 1894, BECQUEREL et BRONGNIARD remarquent que les larves de Phyllium pulchrifolium (Ile de Java) sont, dans leurs jeunes stades, de couleur rouge sang. Au fur et à mesure de leur croissance, les téguments deviennent jaunes puis verts. Les auteurs signalent que le verdissement correspond à une abondance nutritionnelle en plantes vertes. Le spectre d'absorption de solutions alcooliques de broyats de phyllies vertes (Phyllium pulchrifolium au stade vert, ou Phyllium crurifolium qui est toujours coloré en vert) présente les mêmes bandes d'absorption qu'une solution alcoolique de chlorophylle.

En 1903, VILLARD distingue 2 types de coloration verte selon le régime alimentaire des insectes considérés.

- le premier type se rencontre dans les téguments d'insectes "hautement phytophages", tels qu'Oedipoda parapleura. Les extraits alcooliques verts de ces insectes ont le même spectre d'absorption que ceux de la chlorophylle.

"La pigmentation verte de ces animaux serait due à la chlorophylle alimentaire".

- le deuxième type est représenté par des insectes "habituellement phytophages", mais "chasseurs à l'occasion": par exemple Tettigonia viridissima. Les extraits alcooliques verts de ces insectes n'ont pas le spectre d'absorption des extraits chlorophylliens.

"Leur pigmentation verte serait due à une autre substance que la chlorophylle".

En 1907, PODIAPOLSKY compare des extraits alcooliques de chlorophylle avec ceux provenant des ailes antérieures de 200 Tettigonia viridissima verts. Il précipite la suspension verte ainsi obtenue par de l'eau barytée. Le précipité vert, d'abord lavé, est ensuite traité à l'alcool, puis enfin filtré. Dans ce filtrat, PODIAPOLSKY met en évidence un premier pigment de couleur jaune qui serait une xanthophylle. Le précipité vert, repris par l'alcool est examiné au spectroscope par TIMIRIAZEW: les bandes d'absorption correspondent effectivement à celles de la chlorophylle.

En 1932, FAURE montre que l'apparition de la coloration

verte de Tettigonia viridissima est parallèle "au degré de verdeur des prés", mais il n'arrive pas à isoler la "chlorophylle tégumentaire" par les moyens chimiques ordinaires.

En 1939, CHAUVIN émet l'hypothèse selon laquelle, "la pigmentation verte résiduelle observée pendant quelques temps chez Shistocerca solitaire et privé de régime chlorophyllien doit être un reliquat de chlorophylle présent dans les oeufs".

- Travaux considérant que le pigment vert des insectes n'est pas une chlorophylle.

En 1882, puis en 1886, KRUKENBERG note de sérieuses différences entre le spectre du pigment vert de Tettigonia viridissima et celui de la chlorophylle. Il réalise, en outre, une expérience intéressante : une bande de papier, ayant absorbé un extrait éthéré de pigment vert est partagée en deux : une partie est directement exposée au soleil, l'autre est mise à l'obscurité. La première prend une coloration jaune, la deuxième garde sa couleur verte originelle. KRUKENBERG conclue à la présence de deux pigments juxtaposés dans la pigmentation verte.

En 1907, PRZIBRAM en étudiant la pigmentation verte de Mantis religiosa, aboutit aux résultats suivants : "la pigmentation verte des mantes ne dépend pas de leur régime nutritionnel, puisque nourries avec de la viande ou élevées à l'obscurité, elles peuvent devenir vertes". Par une étude chimique comparative effectuée sur des extraits éthérés d'animaux fraîchement tués, et sur des extraits éthérés de feuilles vertes, il démontre que le pigment vert de nombreux orthoptères n'est jamais une chlorophylle. En effet, ces extraits réagissent différemment à l'action de la potasse.

Mais les conclusions les plus nettes sont apportées par l'action de l'acide sulfurique concentré :

- l'extrait éthéré de chlorophylle reste limpide et de couleur bleu-vert
- l'extrait animal vire au jaune et se trouble.

Le comportement spectroscopique de ces deux extraits est également différent.

PRZIBRAM en conclut que "les pigmentations animales vertes ne sont pas dues à de la chlorophylle".

SCHLEIP en 1912, puis GIERBERG et TOUMANOFF en 1928 confirment les résultats de PRZIBRAM par leurs études sur Dixippus morosus.

Enfin en 1933, PRZIBRAM et LEDERER séparent dans le pigment vert de l'hémolymphe de Dixippus morosus, deux composants : un bleu et un jaune, tous deux hydrosolubles.

L'hypothèse selon laquelle la couleur verte des insectes est due à la superposition d'un pigment bleu et d'un pigment jaune est née.

Dès lors, les expériences se multiplient dans ce sens grâce aux immenses progrès réalisés à cette époque dans les techniques chromatographiques et spectrophotométriques.

JUNGE en 1941 expose des résultats en accord avec ceux de GIERBERG, et de PRZIBRAM et LEDERER. Ses recherches sur la coloration verte des téguments de Tettigonia viridis-sima, T. cantons, Meconema varium, Dixippus morosus et Sphinx ligustri, approfondissent en outre l'aspect biochimique du problème.

Le pigment vert de la solution aqueuse est extrait par l'éther ou le chloroforme. L'addition ultérieure de bicarbonate de soude permet de séparer, à partir de la phase verte, un pigment bleu d'un pigment jaune (ce dernier est caractérisé par JUNGE comme une carotinalbumine). Le pigment bleu présente les phases violette, rouge, orangé et jaune de la réaction de GMELIN. C'est donc un pigment biliaire. JUNGE l'appelle GLAUCOBILINE.

L'hypothèse primitivement émise par PRZIBRAM et LEDERER selon laquelle la coloration verte est due à la superposition de deux chromoprotéïdes dont les groupements prosthétiques seraient un pigment bleu et un pigment jaune, semble donc se vérifier, au moins pour bon nombre d'insectes. JUNGE donne le nom d'"INSECTO-VERDINE" au complexe vert.

OKAY en 1945 reprend le même problème sur Mantis religiosa. Il en extrait le pigment vert en abandonnant des ailes et des téguments pendant 12 heures dans de l'eau distillée. La suspension verte obtenue est d'aspect colloïdal. Le pigment bleu est précipité par le sulfate d'ammonium saturé. Redissout dans l'eau, il donne une solution bleue dans laquelle il est facile de caractériser une petite quantité de carotinalbumine. Par contre le pigment jaune n'est pas précipité par le sulfate d'ammonium saturé ; il reste dans la solution surnageante. Il ne s'agit donc pas d'un chromoprotéïde. OKAY montre que ce n'est pas, non plus, un caroténoïde. En outre il n'est décomposé ni par la chaleur ni par les agents chimiques (acides, bases ou alcools). Il est de couleur jaune pâle en milieu acide ou neutre, jaune citron en milieu basique.

Le chromoprotéïde bleu est au contraire très rapidement détruit par les alcools, les acides ou la chaleur. OKAY en sépare la protéine par acidification, et recueille le pigment bleu par addition d'acétate d'amyle ou d'éthyle. La réaction de GMELIN réalisée sur cette dernière fraction est positive. OKAY donne le nom d'"ORTHOPTEROCYANE" à ce pigment biliaire, et conclut que la coloration verte des mantes religieuses est due à la superposition d'un chromoprotéïde dont le groupement coloré est un pigment biliaire et d'un pigment brun de nature chimique indéterminée, tous deux étant hydrosolubles.

En 1951, GOODWIN et SRISHUKH étudient l'insectoverdine présente dans les téguments et l'hémolymphe de Shistocerca et de Locusta. Ils constatent la présence de deux chromoprotéides hydrosolubles qui se superposent pour donner la coloration verte. Le premier, composé d'un pigment biliaire bleu isolé à l'état non purifié et chromatographié dans différents systèmes, serait une "mesobiliverdine" (voir le chapitre - Généralités sur la chimie des pigments). Le deuxième renferme du β carotène dans le cas de l'hémolymphe et un mélange de β carotène et d'astaxanthine dans le cas des téguments.

HACKMAN (1952) pense que la pigmentation verte de l'hémolymphe de Nezara Viridula, serait un complexe protéine- β -carotène et pigment bleu. Mais il caractérise ce dernier, non comme un pigment biliaire, mais comme une anthocyane.

Les études chimiques furent abandonnées là, au profit de celles concernant les mécanismes hormonaux de l'apparition de la coloration verte.

2° - TRAVAUX SUR LA PIGMENTATION BRUNE HYPODERMIQUE DES INSECTES.

On connaît encore mal la nature chimique, du ou des, pigments bruns contenus dans l'hypoderme des insectes.

En 1935, LEDERER et VOLKONSKY isolent un mélange de caroténoïdes et de xanthophylles chez Schistocerca adulte. En 1941, CHAUVIN découvre un caroténoïde rose chez ce même Schistocerca adulte, "non sexuellement mûr", et un mélange d' α et β carotènes chez l'adulte sexuellement mûr. Le caroténoïde rose a été identifié plus tard comme une astaxanthine et la présence de carotène, confirmée par GOODWIN et SRISHUKH en 1948-1949. En 1951, ces mêmes auteurs montrent que le groupement prosthétique du chromoprotéide jaune de l'"insectoverdine" renferme du β carotène dans l'hémolymphe et un mélange de β carotène et d'astaxanthine dans les téguments de Schistocerca et Locusta.

Outre les caroténoïdes, des pigments bruns ont été isolés des téguments de Locusta et Schistocerca groupés. Ces pigments présentent les propriétés d'oxydo-réduction caractéristiques des "OMMOCHROMES" (BECKER, 1939-1941 (a) et (b) - 1942). En 1948, OKAY montre que la pigmentation brune de Mantis religiosa n'est pas due à des caroténoïdes (qui sont d'ailleurs quantitativement encore moins importants que dans la variété verte) mais qu'elle résulte de la présence d'un pigment possédant toutes les caractéristiques des ommines (selon leur définition donnée par BECKER). Il arrive aux mêmes conclusions en étudiant la pigmentation brune d'Acerida turrita et de Galliptamus italicus.

GOODWIN et SRISHUKH en 1950 (a) montrent qu'il s'agit en réalité, non pas d'un seul ommochrome, mais d'un mélange d'ommine et ommatines. Ils lui donnent le nom d'"INSECTORUBINE". L'étude chimique des divers composants de ce mélange se poursuit depuis sous la direction du professeur BUTENANDT au Max Plank Institute de MUNICH.

La revue historique des travaux chimiques effectués jusqu'à ce jour sur les pigments tégumentaires verts et bruns de Mantis religiosa ou d'insectes voisins, a souligné l'absence d'isolement et de caractérisation de ces pigments.

A titre indicatif, on peut seulement noter que :

- 1° - Le pigment vert semble formé par la superposition d'une carotinalbumine jaune et d'un pigment biliaire bleu,
- 2° - La pigmentation hypodermique brune serait due à un mélange de caroténoïdes et d'ommochromes.

En conséquence, j'aborde une étude préliminaire ayant pour but la recherche des caroténoïdes, des ptérines (souvent signalées comme pigments accessoires) et des ommochromes présents dans les téguments.

J'entreprends ensuite l'étude chimique des pigmentations vertes et brunes de Mantis religiosa et, à titre comparatif, celles de Sphodromantis viridis et de Locusta migratoria (race normale et albinos), après avoir cependant rappelé les notions fondamentales et actuelles sur les pigments biliaires pouvant exister au niveau de la coloration verte.

Les relations chimiques et biochimiques entre pigmentations vertes et brunes, puis, pigments verts et bruns, peuvent être, alors, définies.

Enfin, après isolement et caractérisation des pigments tégumentaires verts et bruns, j'expose quelques aspects biochimiques de ces pigmentations (étude du pH interne, de la biosynthèse, de l'action des radiations ionisantes β , γ et X.).

I - ETUDE PRELIMINAIRE.

Isolement des fractions caroténoïdiques et ptériniques :

Les fractions contenant les caroténoïdes et les ptérines des téguments des mantes vertes et brunes, extraites par les techniques classiques ont été analysées au spectrophotomètre.

Etant donné les faibles quantités qui ont été décelées, j'ai renoncé à les isoler et à les étudier.

Isolement, caractérisation et identification des ommochromes tégumentaires chez Mantis religiosa verte, brune ou rousse.

Les téguments des mantes brunes, vertes ou rousses, sont broyés dans du méthanol acidifié. On sait que dans ces conditions les ommochromes passent en solution. On filtre le broyat. La solution ainsi obtenue est de couleur rouge vin. L'addition d'un réducteur augmente l'intensité de cette coloration rouge, alors qu'un oxydant, la fait virer du rouge au jaune. Cette réaction réversible suffit à indiquer la présence d'ommochromes.

L'isolement, la caractérisation et l'identification ont été effectués suivant les méthodes déjà utilisées par FUZEAU-BRAESCH chez Gryllus bimaculatus. J'ai ainsi obtenu à partir de 50 animaux de chacune des colorations mentionnées ci-dessus, 0,5 mg. de xanthomatine et 3 mg. d'urine isolés et purifiés.

Ces expériences nous permettent déjà de tirer les conclusions suivantes : 1°) les deux ommochromes sont présents dans les mêmes proportions aussi bien dans les téguments des mantes vertes que dans ceux des mantes brunes ou rousses.

2°) Ils représentent une quantité très faible de pigments hypodermiques isolés.

II - ETUDE DES PIGMENTATIONS VERTES ET BRUNES.

GENERALITES SUR LES PIGMENTS TETRAPYRROLIQUES.

=====

(BINGOLD 1941 ; B. et STICH 1948-1949 ; FISCHER et Co 1937-1940 et 1947 ; LEMBERG 1949 ; WATSON 1938-1942 ; WITH 1960).

Noyau porphyrine (figure 1)

Les pigments biliaires possèdent une structure dérivée d'un tétrapyrroane cyclique appelé porphyrine. Les pigments biliaires usuels sont des tétrapyrroanes linéaires, provenant de l'ouverture des porphyrines. Les quatre pyrroanes ont été numérotés I, II, III, IV ; ils sont reliés entre eux par quatre ponts méthène - $\text{CH} =$. Les quatre doubles liaisons ont été appelées α , β , γ et δ . Les substitutions aux hydrogènes des pyrroanes sont réalisés dans la nature par des groupes méthyle (M), éthyle (E), vinyle (V) propionique (P) et acétique (A). Tenant compte de ces possibilités, ainsi que des formes mésomères pouvant résulter de situations différentes des doubles liaisons, un grand nombre de pigments biliaires pourrait exister ; mais en fait la nature est moins prodigue et leur nombre paraît assez limité.

La porphyrine est constituée par la substitution de quatre radicaux méthyles, deux propioniques et deux vinyles. Quinze isomères sont possibles mais la nature utilise essentiellement le 9ème ; les pigments biliaires proviennent presque toujours de l'ouverture des porphyrines sur la liaison α , c'est pourquoi la biliverdine, par exemple, est appelée biliverdine IX α . (La mésobiliverdine possède une structure identique à celle de la biliverdine, mais les groupes vinyles sont remplacés par des groupes éthyles). Les pigments biliaires linéaires ainsi obtenus sont appelés bilirubinoïdes. Ils possèdent donc trois groupes méthènes. Lorsque ces trois groupes sont saturés on obtient la famille des bilanes. Les bilènes contiennent un seul pont méthène, et les bilidiènes, deux ponts méthènes. Le remplacement d'un méthène par un CO donne une bilidiènone ; le remplacement de deux méthènes conduit à une bilénédone, et de trois, une bilanetrione (même systématique en "ol", pour le remplacement par des OH).

Je représente quelques structures types dans la figure 2.

La réaction de GMELIN (figure 3).

Elle caractérise certains bilirubinoïdes. C'est une réaction d'oxydation par l'acide nitrique fumant contenant de l'acide nitreux en solution chloroformique. Elle provoque une variation progressive des couleurs dans l'ordre suivant : brun - vert - bleu - violet - rouge - orangé - jaune et incolore.

Quelques propriétés des pigments tétrapyrroliques.

Les pigments biliaires sont des amphotères ; ils ont des propriétés basiques dues à la présence du pyrrole, et des propriétés acides en relation avec la présence des carboxyles. Il s'en suit qu'ils sont aussi bien solubles dans les acides que dans les bases dilués.

Les bilirubinoïdes sont en général difficilement solubles dans l'eau à pH 7. La solubilité dans les solvants organiques est très variable. Ils forment avec les ions bivalents (exemple : Zn, Co, Cu, Ni) des complexes métalliques. La coloration des pigments biliaires est extrêmement variable ; quelques-uns sont incolores. Couleur et absorption lumineuse sont essentiellement fonction du nombre des doubles liaisons dans les ponts α, β, γ . Les bilanes et dipyrrolyl-méthane sont incolores. Comme les monopyrroles, les dipyrrolyl-méthanes montrent en lumière U.V. un maximum vers 280 m μ . Les dipyrrolyl-méthènes (appelés aussi propentdyopents) sont des substances jaunes présentant un maximum d'absorption principal entre 400 et 450 m μ , et un autre en U.V. entre 250 et 300 m μ . La position exacte des maximums varie suivant la nature des substitutions. Il existe des exceptions et certains propentdyopents sont incolores. La formation de complexes, par exemple avec le zinc, déplace les spectres d'absorption d'environ 50 m μ vers les grandes longueurs d'ondes, et augmente la valeur du coefficient d'extinction. Les dipyrroles et monopyrroles proviennent évidemment de la dégradation des bilirubinoïdes, et la connaissance de la structure de ces fragments permet d'établir la structure du bilirubinoïde dont ils proviennent.

Pentdyopents et propentdyopents.

Déjà en 1870, STOCKVIS avait observé ce que BINGOLD décrit 60 ans plus tard, à savoir que la réduction de bilirubinoïdes de l'urine en milieu alcalin conduit à une coloration rouge intense, présentant une absorption vers 525 m μ . De ce fait, BINGOLD a appelé cette réaction, la réaction pentdyopent (525 en grec).

Plus tard FISCHER et MULLER, puis FISCHER et DOBENECK ont montré la généralité de cette réaction qui devient très positive, en particulier après traitement des bilirubinoïdes par l'eau oxygénée. Ces auteurs l'ont appelée la réaction de STOCKVIS. Les substances qui présentent ces propriétés sont des dioxydipyrrolyl-méthanes, qui bien qu'incolores conduisent à des sels alcalins rouge. Ces dioxydipyrrolyl-méthanes (pentdyopents) se forment en milieu alcalin à partir de propentdyopents.

Les propentdyopents existent sous deux formes : la forme carbinol et la forme diaxydipyrrolyl-méthène.

Irradiation des pigments biliaires.

Il existe dans la littérature peu de travaux reportés, décrivant les produits d'irradiation des pigments biliaires. BARAC et BEAUMARIAGE ont constaté la décoloration de la bilirubine et de la biliverdine sous l'action des rayons X. Ils émettent l'hypothèse suivant laquelle les produits formés seraient des propentdyopents et pentdyopents.

CHARBONNIER et MENDIOROZ ont décrit la préparation de choléthéline par irradiation en lumière ultra-violette d'une solution de biliverdine.

Cependant aucun de ces deux travaux ne décrit la structure des produits obtenus, qui n'ont de ce fait qu'une existence hypothétique.

Biosynthèse du noyau porphyrinique.

On connaît de nombreuses références traitant de la biosynthèse du noyau porphyrinique par les vertébrés (voir par exemple SHEMIN et RITTENBERG), ou par certains micro-organismes (LASCELLES, KIKUCHI et al.).

Dans ce qui suit, je me bornerai donc à donner quelques schémas généraux, tels qu'ils ressortent des travaux publiés jusqu'à ce jour.

Deux revues principales traitent de cette question : Pfizer Handbook of Microbiological Metabolites et Quartely Review.

A ma connaissance, aucun travail n'a été publié jusqu'à ce jour sur la biosynthèse du noyau porphyrinique chez les insectes.

Chez les vertébrés, le succinyl-coenzyme A (voir tableau n° 1) est formé à partir de l'acide α céto-glutarique ; il se condense sur une mole de glycolle pour conduire à l'acide δ -amino-lévulinique. L'union de deux molécules de ce dernier conduit au porphobilinogène. Le phosphate de pyridoxal est le cofacteur nécessaire à la condensation du succinyl-coenzyme-A sur le glycolle. Le précurseur direct des pigments tétrapyrroliques est donc le porphobilinogène dont les condensations ultérieures conduiront aux protoporphyrines et aux coproporphyrines.

ISOLEMENT ET CARACTERISATION DES PIGMENTS VERTS ET BRUNS DE

Mantis religiosa : RELATIONS ENTRE LES PIGMENTATIONS VERTES ET BRUNES.

(à titre comparatif, les pigments verts et bruns d'une mantidée marocaine Sphodromantis viridis, et d'un criquet Locusta migratoria (race normale et albinos, seront également étudiés).

1°) Etude de la pigmentation verte - (PASSAMA-VUILLAUME 1964 et 1965).

. Exposé des résultats chez Mantis religiosa.

Je décris l'isolement du pigment vert, sous forme d'un ester méthylique et son identification à l'ester correspondant de la biliverdine IX α (figure 4).

Isolement

Les mantes vertes adultes broyées dans l'eau fournissent une suspension vert sale que l'on filtre. Le chromopotéide vert,

précipité par le sulfate d'ammonium est soluble dans l'eau et insoluble dans les solvants organiques usuels. Il se dénature facilement par action d'agents chimiques (acides par exemple) ou physiques (chaleur en particulier). Traité par le méthanol, il libère la protéine qui précipite. On peut alors extraire le pigment vert par l'acétate d'éthyle.

La protéine isolée après cette dénaturation du chromoprotéide, a été hydrolysée par HCl et sa composition en aminoacides déterminée par chromatographie selon la technique de MOORE et STEIN (tableau n° 2).

J'ai préparé un ester méthylique du pigment vert par action du méthanol chlorhydrique sur le chromoprotéide, selon la technique décrite par TIXIER (1947). Cet ester est soluble dans les solvants organiques usuels et beaucoup plus stable que le pigment vert non estérifié. Après purification par chromatographie sur colonne d'alumine suivant la technique de SANNIE (1937) il est cristallisé par évaporation de sa solution chloroformique, sous forme d'aiguilles vert foncé, réunies en rosaces et fondant à 216°C.

Identification

- Le pigment vert et son chromoprotéide présentent une réaction de GMELIN fortement positive, ce qui est en accord avec l'hypothèse selon laquelle ce pigment serait de nature tétrapyrrolique (GOODWIN).

- F de l'ester méthylique 2I6° (1)

F d'un échantillon d'ester méthylique de biliverdine
de synthèse (NOMURA) 2I7°

F du mélange 2I6°.

- La comparaison des Rf en chromatographie sur papier montre d'une part l'homogénéité du produit obtenu, et confirme d'autre part son identité avec l'ester méthylique de la biliverdine IX α (tableau 3).

Les spectres UV et visibles mesurés dans le chloroforme sont également comparables (fig. 5) et présentent une série de maximums à 280, 316, 384, 665 $m\mu$ et deux minimums principaux à 250 et 500 $m\mu$. (2).

Il ne fait donc aucun doute que la coloration verte de Mantis religiosa est due à un chromoprotéide dont la partie colorée est la biliverdine IX α . Ce résultat rejette l'hypothèse suivant laquelle le pigment vert des mantes serait une chlorophylle (voir bibliographie p. 5 à 6), ou une "insectoverdine" formée par la superposition d'un pigment bleu et d'un pigment jaune (voir bibliographie p. 7). Les résultats obtenus par GOODWIN et OKAY peuvent s'expliquer par le procédé d'isolement qu'ils ont utilisé puisque les acides employés transforment ou détruisent partiellement la biliverdine.

(1) Les points de fusion, mesurés avec l'appareil de Kofler, sont corrigés.

(2) Les spectres UV et visibles ont été effectués sur la solution chloroformique avec un spectrophotomètre enregistreur Perkin-Elmer (max. 280, 316, 384, 650 $m\mu$).

Exposé des techniques et des détails expérimentaux. -

Chromatographies sur papier. Elles ont été effectuées par chromatographies ascendantes sur papier Whatman n° 1. ~~Les~~ solvants utilisés (v/v) sont reportés dans le tableau 3.

Hydrolyses acides. Elles sont réalisées en tubes scellés pendant 12 heures à 100°, avec 1 ml de HCl 5N pour 5 mg de substance. HCl est éliminé par évaporations répétées sous vide en présence d'eau. On complète l'évaporation en abandonnant l'hydrolysate quelques jours en dessiccateur, sous vide, en présence de potasse.

Isolement du chromoprotéide.

200 mantes vertes sont tuées par action de méthanol à 50 % à la température de 2°. Elles sont aussitôt broyées dans de l'eau distillée en quantité suffisante pour réaliser une suspension fluide ; (cette opération, de même que les suivantes, jusqu'à l'obtention du chromoprotéide à l'état sec, doit être de préférence conduite en chambre froide à 2 ou 5°, en l'absence de lumière vive).

On filtre cette suspension sur Büchner et sous vide ; le résidu recueilli sur le filtre est brun-jaune. Le filtrat, de couleur vert sale est saturé en sulfate d'ammonium que l'on ajoute progressivement en agitant. Il y a formation d'un précipité verdâtre très diffus, que l'on abandonne une nuit à 5°, avant de le séparer soit par filtration à 0° C soit par centrifugation à grande vitesse (12.000 tours/mn à -4°C). Le liquide surnageant est incolore. Ce chromoprotéide se conserve à l'état sec, sous atmosphère d'azote, en tube scellé et à basse température.

Isolement du pigment vert.

Le chromoprotéide est dissous dans le minimum d'eau distillée. Dans une ampoule à décanter, on ajoute un volume égal d'acétate d'éthyle ou de chloroforme (fraîchement distillé), puis goutte à goutte et lentement, le minimum de méthanol pour libérer le complexe. On observe la coloration en vert de la phase organique, la décoloration progressive de la phase aqueuse et l'accumulation de la protéine à l'interphase. On sépare les deux phases sans agiter (sans quoi on provoquerait la destruction du pigment libéré). La phase organique est amenée à sec sous vide sans chauffer et en l'absence totale de lumière (on entoure d'un papier noir), puisque l'ester méthylique ne peut être préparé qu'après dessiccation complète.

Préparation des esters (TIXIER 1947)

100 mg de pigment, rigoureusement sec (ayant séjourné 24 h. sous un vide de 0,5 mm) sont abandonnés 12 heures en présence de 5 ml de méthanol chlorhydrique à 4 %. Pour éviter toute altération on laisse le ballon à l'obscurité et à 5°. La solution alcoo-

lique est ensuite additionnée de 5 ml de chloroforme et de 2,5 ml d'eau distillée. La couche chloroformique est séparée et séchée sur sulfate de sodium.

Purification de l'ester méthylique.

L'ester méthylique de la biliverdine IX est repris par 5 ml de chloroforme et par 5 ml d'éther anhydrique fraîchement distillé. Le mélange est chromatographié sur une colonne d'alumine neutre d'activité I (SANNIE). Le pigment reste fixé dans la partie supérieure de la colonne. On développe ensuite le chromatogramme par le chloroforme. Une zone verte brillante, est ainsi éluée progressivement ; une portion reste absorbée au sommet de la colonne, elle correspond à une petite quantité de pigment non estérifiée. La solution de l'ester ainsi recueillie est réduite sous vide, sans chauffer, et en l'absence de lumière.

L'ester méthylique de la biliverdine IX cristallise en aiguilles disposées en rosettes vert sombre, par évaporation lente de cette solution à l'air et à température ambiante. Ces cristaux fondent à la température prévue et il n'y a pas de dépression au point de fusion de mélange avec un échantillon authentique.

Etude du pigment vert de *Sphodromantis viridis* F. et de *Locusta migratoria* L. (race normale et race albinos)

(PASSAMA-VUILLAUME 1964-1965a)

J'ai pensé qu'il pouvait être intéressant de comparer les pigmentations vertes de ces insectes avec la pigmentation verte de Mantis.

Isolément et identification du pigment vert de *Sphodromantis* et de *Locusta migratoria* L.

J'ai isolé le pigment vert de ces deux insectes suivant les mêmes techniques que celles précédemment décrites pour Mantis religiosa. Il est nécessaire de signaler un point important concernant la stabilité relative des chromoprotéides isolés. Le chromoprotéide vert isolé de Sphodromantis viridis F. est plus stable aux agents physiques et chimiques que celui de Mantis religiosa alors que celui de Locusta migratoria est particulièrement instable. De ce fait il a été nécessaire de modifier la technique d'obtention de ce chromoprotéide : les Locusta ont été tués par congélation en présence de glace carbonique, et la dessiccation a été effectuée par lyophilisation à -60°C , sous vide (1) et à l'obscurité.

La nature tétrapyrrolique de ce pigment ressort de la réaction GMEIN, qui est positive à la fois sur les chromoprotéides

(1) Appareil de lyophilisation Secfroid ; vide sous une pression de 0,01 mm.

et sur les pigments verts.

Dans chaque cas un ester méthylique est préparé (F. 216°) dont les Rf sont identiques à ceux d'un échantillon authentique d'ester méthylique de la biliverdine IX_d (tableau 3). Les spectres en lumière UV. et visibles des solutions chloroformiques présentent la même série de maximums à 280, 316, 384, 650 mμ (figure 5).

La coloration verte de *Sphodromantis viridis* F., de *Locusta migratoria* L. et de *Mantis religiosa*, est due à un chromoprotéide dont le pigment est la biliverdine IX_d

2°) Etude de la pigmentation "brune"⁽¹⁾ de *Mantis religiosa*, de *Sphodromantis viridis* et *Locusta migratoria* - (PASSAMA-VUILLAUME, 1965 b, 1966 a et e)

. Exposé des résultats chez *Mantis religiosa*.

Isolement et propriétés

Des mantes brunes ou rousses broyées dans l'eau distillée donnent une suspension colorée en brun ou brun-rouge intense. Après filtration et traitement par le sulfate d'ammonium, il n'y a aucune précipitation de chromoprotéide : la pigmentation brune hydrosoluble est le fait d'un ou plusieurs pigments bruns libres de liaison protéinique.

Le produit brut, obtenu à partir des mantes brunes ou rousses est soluble et stable dans les alcools et les acides. Avec le temps, la chaleur et la lumière atténuent légèrement l'intensité de sa couleur. Il est insoluble dans les solvants organiques non hydroxylés, même après acidification. Séché,

(1) Dans l'expression pigmentation "brune" écrite entre guillemets je comprends toutes les pigmentations autres que vertes, c'est-à-dire brun-rouge ou roux, brun-rouge-violet, brun, bronze, jaune foncé et jaune clair.

il n'est pas extractible par le méthanol ; il en est de même après saponification.

Les chromatographies (figures 6 et 7) permettent de séparer deux fractions dont les spectres ont été étudiés en solution dans l'eau.

- une première fraction, incolore mais fluorescente en lumière ultra-violette, présente une forte absorption entre 180 et 220 m μ (figure 8).

La suite de l'expérimentation montrera qu'elle n'entre pas dans la composition de la coloration verte ou brune.

- une deuxième fraction, de couleur brune ou brun-roux, présente deux maximums à 280 et 350 m μ , et un minimum à 255 m μ . (figure 8).

Cette deuxième fraction a pu être scindée en deux parties :

- une première partie colorée en brun ou brun-roux a été extraite de la solution aqueuse par le butanol chaud : pigment n° I.

- une deuxième partie, jaune, a été obtenue après passage de la partie hydrosoluble, non extraite par le butanol, sur une couche d'alumine suivi d'une élution par l'acide acétique : pigment n° II.

Ces deux pigments brun et jaune ont été ensuite purifiés par électrophorèse sur papier, dans trois systèmes différents. Leur spectre a été mesuré dans l'eau au moyen du spectrophotomètre enregistreur PERKIN-ELMER (figure 8).

Le pigment n° I présente trois maximums d'absorption à

228, 262 et 355 $m\mu$, et un minimum à 250 $m\mu$.

Le pigment n° II montre également trois maximums d'absorption à 215, 282 et 355 $m\mu$, et un minimum à 260 $m\mu$.

Ni l'un, ni l'autre ne sont obtenus à l'état cristallisé. La réaction de GMELIN réalisée sur chacun ne donne pas les stades violet et rouge. On note seulement leur décoloration quasi totale. L'analyse élémentaire de ces deux composés révèle l'existence d'un résidu minéral important, et ne permet donc pas de connaître leurs formules brutes exactes. Dans les deux cas, seule peut être retenue la présence d'azote dans la partie organique : 10,56 % dans le pigment n° I ; 7,85 % dans le pigment n° II.

Les trois substances - fluorescente, pigment brun n° I, et jaune n° II - n'ont pu être identifiées par les procédés habituels. Seuls leurs spectres et leur comportement en électrophorèse ont pu être décrits. Un fait est certain : les pigmentations brune et rousse comprennent au moins trois substances identiques.

. Exposé des résultats chez Sphodromantis viridis et de Locusta migratoria (souches normale et albinos).

L'isolement des pigments bruns et jaune formant la teinte générale brune de ces deux orthoptères, a été effectué comme pour Mantis religiosa.

L'addition de sulfate d'ammonium au filtrat brun de Sphodromantis ne précipite aucun chromoprotéide. Par contre cette même opération réalisée chez Locusta, précipite un chromoprotéide.

Les propriétés des pigments bruns de Sphodromantis sont identiques à celles décrites pour Mantis, les mêmes séparations conduisent également à trois fractions : une fraction fluorescente et deux pigments bruns. Purifiés par électrophorèse sur papier, les deux pigments bruns possèdent les mêmes propriétés (Rf et spectres - voir figures 9, 10 et 11) que ceux isolés à partir des téguments bruns ou roux de Mantis.

Le chromoprotéide brun isolé de Locusta (souche normale ou albinos) est très instable, immédiatement détruit et décoloré par l'addition d'un acide. Les réactions colorées, caractéristiques des propentdyopents, sont positives, et le spectre visible de ce produit de dégradation présente le maximum attendu pour ces substances à 525 mμ. (L'étude chromatographique et électrophorétique révèle l'existence, dans la pigmentation brune de Locusta des trois substances précédemment décrites - une fluorescente en lumière ultra-violette, et deux pigments brun et jaune -. Cependant la structure de ces deux derniers produits n'est certainement pas la même que ceux décrits chez Mantis ; en effet, s'il suffit d'utiliser de l'acide acétique à 6 % pour éluer le deuxième pigment brun, hydrosoluble, de la colonne d'alumine (se reporter à l'étude expérimentale), on obtient dans ces conditions un produit rapidement incolore qui présente les réactions caractéristiques d'oxydo-réduction et le maximum d'absorption spectral des propentdyopents.

CONCLUSION. -

La coloration brune ou brun-rouge, hydrosoluble, de Mantis religiosa provient du mélange d'au moins deux fractions n'existant pas sous forme de chromoprotéide.

Il semble en être de même pour la pigmentation brune hydrosoluble d'une autre mantidae, Sphodromantis viridis.

Par contre la coloration brune de Locusta migratoria est due surtout à la présence d'un ou deux chromoprotéides, dont le ou les groupements prosthétiques sont des pigments bruns conduisant facilement, sous l'action d'un acide, à des propentdyopents incolores. Les pigments bruns des Locusta, souche normale ou albinos, sont des produits d'oxydation de la biliverdine formés avant la destruction du chromoprotéide vert. Cette conclusion est en accord avec le fait que le chromoprotéide vert de Locusta est particulièrement instable. Les produits d'oxydation bruns ainsi formés sont donc différents de ceux obtenus par l'oxydation de la biliverdine.

Exposé des techniques et des détails expérimentaux. -

Chromatographie.

Deux types de chromatographies ont été utilisés :

1. chromatographies sur acide silicique comme adsorbant

Solvants (V/V) : - eau à la température de 10° C.

puis les systèmes :

- eau : éthanol : butanol (5 + 5 + 10)
- butanol saturé d'eau
- pentane : acétate d'éthyle (9 : 1)
- benzène : acétate d'éthyle (1 : 1)

2. chromatographies ascendantes sur papier Whatman n° I

Solvants (V/V) : - eau à température ordinaire
- eau saturée en sulfate d'ammonium

Electrophorèses

Les électrophorèses ont été réalisées avec l'appareil L.K.B. 3290 B sur papier Whatman 3 MM. Différentes concentrations (V/V) des solvants suivants : eau, pyridine et acide

acétique ont permis de travailler à des pH variables.

- 1° Système pH 6,4 : pyridine, eau, acide acétique (100 : 900 : 4) sous un courant de 300 volts et 6 milli-ampères pendant 8 heures.
- 2° Système pH 9 -9,2 : pyridine, eau (100 : 90) sous un courant de 360 volts et 1,8 milli-ampères pendant 8 heures.
- 3° Système pH 5 : acide acétique, pyridine ; eau (1 : 2 : 18) sous un courant de 200 volts et 8 milli-ampères, pendant 8 heures.

Isolement du pigment brun "brut"

200 mantes brunes ou rousses sont tuées par immersion dans l'éthanol à 50 %, à température et lumière normale. Elles sont aussitôt broyées dans de l'eau distillée en quantité suffisante pour obtenir une suspension qui sera filtrée sous vide (20 mm) sur Büchner. Le liquide obtenu est de couleur brun clair dans le cas des mantes brunes, et brun-rouge dans le cas des mantes rousses. Le résidu demeurant sur le filtre est beige pâle. On sature le filtrat par additions successives de sulfate d'ammonium. Aucun précipité n'apparaît : la solution reste parfaitement limpide, même après un séjour de 48 heures à 0° C.

La coloration des mantes brunes et rousses n'est pas due à un chromoprotéide.

Isolement des deux pigments "bruns".

1°) Observations générales

Les chromatographies ascendantes réalisées sur papier Whatman n° 1 dans l'eau (ou l'eau saturée de sulfate d'ammonium) révèlent l'existence de deux taches distinctes dans le produit "brut" brun ou brun-rouge : une jaune, l'autre incolore fluorescente en lumière ultra-violet et quantitativement plus abondante que la première.

Leurs Rf respectifs (figure 7) sont de : 0,84 pour la substance jaune, 0,69 pour le produit fluorescent ; ceci lorsqu'on utilise l'eau comme solvant. Dans le cas d'eau saturée en sulfate d'ammonium, ils passent respectivement à 0,55 et 0,24.

Les chromatographies (sur couches d'acide silicique, systèmes décrits dans les techniques générales), montrent en outre que la coloration jaune, est séparée en deux taches : l'une qui traîne à partir du point de départ, et est partiellement recouverte par la substance fluorescente, et la deuxième de Rf 0,79. (figure 6).

Une électrophorèse à pH 6,4 (description du système dans

les techniques générales) prouve inéluctablement la présence de deux pigments dans le produit "brut" du départ (figure 9) : un pigment plus foncé brun jaunâtre migre vers le pôle négatif, l'autre plus clair vers le pôle positif ; tous deux sont coiffés de substance fluorescente.

Le pigment brun "brut" est donc un produit hétérogène, composé d'une substance incolore, fluorescente en lumière ultraviolette et d'au moins deux pigments : un de couleur brune (plus ou moins rougeâtre, selon qu'il provient de mantres brunes ou rousses) et un jaune dont le comportement électrophorétique est différent. En outre, ces deux pigments présentent respectivement le même déplacement qu'ils aient été isolés des téguments de mantres brunes ou rousses.

2°) Extraction des deux pigments

Un extrait aqueux de 100 mantres rousses ou brunes est amené à sec pour éliminer toute trace d'alcool. Il est ensuite repris dans une ampoule à décanter, par 10 ml d'eau et 10 ml de butanol tiédi à 60° C.

a) la majeure partie de la coloration passe dans le butanol. Cette fraction est lavée à plusieurs reprises par de l'eau distillée, puis évaporée à sec. Le résidu sec de couleur brun foncé, ou brun-rouge foncé, est repris par 2 ml de méthanol absolu, ensuite filtré pour éliminer les sels minéraux.

A 0°C, l'addition d'une petite quantité d'éther anhydre précipite le pigment brun ou brun-rougeâtre formé.

b) le reste de la coloration initiale, non extraite par le butanol à 60°C, est adsorbé sur une couche d'alumine d'activité I. On lave avec de l'acide acétique à 10 %. Toute la pigmentation est entraînée par l'acide. Après évaporation à sec, sous un vide de 20 mm, cet extrait de couleur jaune pâle, est repris par 2 ml de méthanol absolu à 60°C, et précipité sous forme de pâte amorphe brun jaunâtre claire, par addition, à 0°C d'une très faible quantité d'éther anhydre.

La fraction butanolique (que pour commodité j'appelle PIGMENT n° I) fond entre 170 et 210°C, la deuxième fraction (PIGMENT n° II) se décompose entre 210 et 240°C. : ces deux produits sont encore hétérogènes.

Un essai de purification par chromatographie dans plusieurs systèmes de solvants (en voir la description dans les techniques générales) ne donne aucun résultat satisfaisant : les taches sont uniques et fluorescentes.

- Le pigment n° I est étudié en électrophorèse préparative, à pH basique (voir techniques générales électrophorèses) compris entre 9 et 9,2.

Après 8 heures de migration on trouve à 5 cm vers le pôle négatif une tache jaune (le pigment a continué de s'oxyder), non fluorescente, et à mi-chemin, une tache incolore, fluorescente en lumière ultra-violette (figure 10).

Le pigment recueilli après élution par l'eau fond à 200°C. L'analyse élémentaire laisse un résidu minéral fixe après combustion, qui ne permet donc pas de connaître la formule brute exacte de cette fraction. Un seul point reste acquis : ce pigment est un produit azoté qui renferme 10,56 % d'azote.

- Le pigment n° II, recueilli après adsorption sur alumine et acidification, est purifié par électrophorèse à pH 5 (description dans les techniques d'électrophorèses). Après huit heures, la fraction pigmentée, non fluorescente en lumière ultra-violette s'est déplacée de 1,7 cm vers le pôle négatif, alors que la substance fluorescente est demeurée très près du point de départ (figure 11). La fraction purifiée fond à 210-220°C. L'analyse élémentaire de ce deuxième pigment permet de déceler un résidu minéral égal à 2 % du produit d'origine, et montre qu'il s'agit également d'une substance azotée dont la molécule contient 7,85 % d'azote.

3°) Comparaison de la pigmentation "brune" de *Mantis religiosa*, avec celle de *Sphodromantis viridis* et de *Locusta migratoria* (souches normale et albinos).

L'extraction des pigments bruns qui confèrent à ces deux orthoptères une teinte générale brune, a été effectué comme pour *Mantis religiosa*, par broyage in toto de 50 *Sphodromantis* d'une part et de 60 *Locusta* d'autre part.

1° Pigmentation brune de *Sphodromantis*

L'addition de sulfate d'ammonium à saturation dans le filtrat brun "brut" ne précipite aucun chromoprotéide. Les propriétés de ce pigment "brut" sont identiques à celles décrites chez *Mantis*. L'étude ultérieure par fractionnements successifs, chromatographie et électrophorèse, révèle l'existence des trois produits déjà présents chez *Mantis* : une substance incolore mais

fluorescente en lumière ultra-violette et deux pigments, un brun et l'autre jaune. Ces pigments purifiés par électrophorèse conduisent à des produits dont les spectres et les points de fusion sont les mêmes que ceux de Mantis religiosa (figures 8 à 11).

La pigmentation brune de Sphodromantis est constituée par les mêmes substances que celles de Mantis.

2° Pigmentation brune de Locusta (souches normales et albinos).

La solution brune extraite des téguments de Locusta, normaux et albinos, est précipitée par le sulfate d'ammonium à demi-saturation. La pigmentation brune de ces insectes est due, différence essentielle avec Mantis et Shodromantis, à un "CHROMOPROTEÏDE".

Ce chromoprotéide est immédiatement détruit et décoloré par action d'un acide. Les réactions colorées caractéristiques des propentdyopents et pentdyopents sont positives sur ce produit de dégradation et le spectre visible présente le maximum caractéristique à 525 m μ .

L'étude chromatographique et électrophorétique du pigment brut montrent l'existence des trois substances précédemment décrites, une incolore et fluorescente en lumière ultra-violette, et les deux pigments, I et II. (figures 8 à 11). Le pigment II, insoluble dans le butanol et adsorbé sur alumine, ne peut être recueilli par une élution acide. En effet l'acide acétique, même à 6 %, décolore immédiatement la solution qui présente alors les caractéristiques d'oxydo-réduction et le maximum des pentdyopents.

La pigmentation brune de Locusta est le fait d'un ou deux

chromoprotéides constitués par un minimum de deux pigments qui présentent les mêmes caractéristiques que ceux précédemment décrits pour Mantis et Sphodromantis, mais qui semblent moins stables, puisque détruits en propent et pent-dyopents, en milieu acide.

4°) Relations entre les pigmentations vertes et brunes des 3 insectes considérés. (PASSAMA-VUILLAUME, 1964 - 1965 a - 1966 a b et c)

Observations

1) Lorsqu'on broie des téguments de mantes vertes (ou de Sphodromantis vertes) dans de l'eau distillée, à température du laboratoire, et à forte lumière (dans le cas de l'isolement de la biliverdine on avait opéré à 0°C et à l'obscurité) le chromoprotéide vert obtenu après saturation par le sulfate d'ammonium est quasi inexistant, par contre le surnageant n'est plus incolore mais brun foncé.

La même opération réalisée à partir des téguments verts de Locusta conduit à l'obtention d'une seule phase chromoprotéique brune, **S**ans la moindre trace de vert.

2) Une solution verte de biliverdine authentique (N.B.C.) (3 mg) ou tégumentaire prend une teinte brune, au bout de quelques minutes d'irradiation lumineuse (solaire) et de suroxygénation. Au bout d'une demi heure elle devient jaune pâle.

Sur la base de ces observations, on a comparé par différents procédés, ces deux types de solutions avec celles contenant

le pigment brun, brut, issu des téguments de Mantis, Sphodromantis et Locusta.

Il y a identité totale entre les produits provenant des deux sortes d'oxydations de la biliverdine, et ceux directement issus des téguments "bruns" des trois Orthoptères.

Oxygène et radiations solaires sont indispensables à la dégradation oxydative de la biliverdine IX_a, alors que la température ambiante n'a aucun rôle d'accélération ou de freinage sur la réaction, sauf dans le cas où le produit de départ n'est pas la biliverdine mais le chromoprotéide : la température élevée augmente la vitesse de réaction .

La présence d'anti-oxydants ou de radio-protecteurs comme l'acide ascorbique, la cystéine, l'ergothionéine, la cystine, le propyl-méthyl-thiouracile et la thiocétamine) ne ralentit pas l'oxydation en suroxygénation. En tube scellé et en atmosphère d'azote ou de gaz carbonique, les temps nécessaires au brunissement des solutions vertes ne sont pas supérieurs à ceux nécessaires à l'oxydation de la biliverdine placée dans les mêmes atmosphères (voir tableau p.33).

Enfin ce que j'avais déjà noté au cours des manipulations d'isolement des différents pigments bruns de la pigmentation brune des Orthoptères pré-cités se confirme: la protéine des chromoprotéides est protectrice du pigment.

Il convient d'insister sur la grande différence de stabilité de la coloration entre ces différents pigments, laquelle semble uniquement en relation avec la liaison protéinique. Ainsi le chromoprotéide vert de Sphodromantis est-il stable pendant quatre

heures au moins, à température et insolation normales, alors que dans ces mêmes conditions, celui de Mantis sera détruit en une heure et demi. Dans les deux cas, l'oxydation conduit à la rupture de la liaison protéine - groupement prosthétique, et donne lieu à toute une gamme de colorations : brun-rouge, brun, puis jaune, avant la décoloration totale qui ne s'effectue que longtemps après.

Chez Locusta ce phénomène est encore plus marqué. En effet le chromoprotéide vert n'est pas plus stable que la biliverdine isolée ; il se transforme en quelques minutes en chromoprotéide brun, et ceci, sans rupture de la liaison avec la protéine. Ce dernier révèle par contre une intensité de coloration particulièrement stable, dépendant uniquement de la race (L. normaux ou albinos) et de l'état (groupés ou isolés) des Locusta broyés.

Ici la protéine protège non pas la pigmentation verte, mais la pigmentation brune, qui ne subira pas, de ce fait, l'oxydation continuelle constatée après la rupture du chromoprotéide vert des deux mantidae..

Comme ultime conclusion, on peut noter que la mutation "albinos" n'atteint pas les pigmentations hypodermiques vertes ou brunes, des Locusta.

Enfin la transformation d'animaux bruns en animaux verts étant couramment obtenue (cf. ét. biol.) on pouvait se demander si, in vitro, la réduction des pigments bruns en pigment vert était possible. Toutes les tentatives effectuées dans ce sens, en particulier par l'action d'agents chimiques, sont restées vaines. Cependant, j'ai observé à deux reprises la transformation brun-vert sur des broyats de mantes brunes, soit au cours d'une filtration

prolongée à la semi obscurité, soit après une centrifugation à grande vitesse à 0°C. Il s'agit donc vraisemblablement d'une action enzymatique ; en effet dans le cas de la filtration, cette transformation s'effectue lorsque le résidu cellulaire séché est lavé par l'eau distillée. Dans ce cas, comme dans celui de la centrifugation à grande vitesse, des enzymes ont pu être libérés après éclatement des cellules.

Cette transformation brun-vert conserve son caractère accidentel puisque je n'ai pu la répéter à volonté, ni déterminer les facteurs responsables de la réduction. Il n'en demeure pas moins vrai qu'une telle réduction semble possible.

CHEZ LES INSECTES ETUDIES, LA TRANSFORMATION DE LA PIGMENTATION VERTE EN BRUNE ET RECIPROQUEMENT, CORRESPOND EN REALITE A UN SYSTEME D'OXYDO-REDUCTION, SOUS LA DEPENDANCE ETROITE DE L'IRRADIATION LUMINEUSE, PARTANT DE LA BILIVERDINE ET ABOUTISSANT A LA BILIVERDINE.

Exposé des techniques et des détails expérimentaux. -

A) Comparaison entre les différents produits d'oxydation de la biliverdine.

a) Les solutions aqueuses suivantes sont placées dans des tubes à essais en verre, ou pyrex, dans lesquels barbote un courant d'oxygène puis, exposées aux radiations solaires.

- 1°- 10 ml d'un broyat filtré contenant le chromoprotéide de 50 mantes vertes
- 2°- Idem, mais de 35 Sphodromantis viridis vertes
- 3°- Idem, de 50 Locusta albinos verts
- 4°- Idem, de 50 Locusta normaux verts
- 5°- 10 ml d'une solution de 3 mg de biliverdine N.B.C. dissous en présence d'un peu de carbonate de calcium.

(les quantités de biliverdine purifiée, extraites du nombre d'animaux énoncés, peuvent être assimilées à la valeur de 3 mg (valeur déterminée approximativement par spectrophotométrie)).

En moins de quinze minutes, les cinq solutions vertes sont devenues brunes, en 30 minutes elles ont pris une teinte jaune pâle.

b) Dans cette expérience, on compare les produits bruns obtenus précédemment avec les pigments bruns issus des téguments des insectes précités.

1°- en chromatographie sur papier (cf. technique d'isolement des pigments bruns), on obtient une tache jaune de Rf 0,84 et une incolore et fluorescente en lumière ultra-violette de Rf 0,69 ; cette dernière est absente de la chromatographie du produit d'oxydation de la biliverdine N.B.C. (figure 7).

2°- une électrophorèse à pH 6,4 montre la parfaite similitude entre les taches jaunes des 5 produits d'oxydation de la biliverdine tégumentaire ou authentique, et celles présentées par les pigments bruns bruts des trois orthoptères étudiés (figure 9).

Au cours de cette étude, effectuée à partir de la biliverdine de synthèse, on ne rencontre jamais la substance incolore fluorescente en lumière ultra-violette. Ce résultat confirme l'hypothèse précédemment avancée quant à l'origine de ce produit dans les extraits organiques : il n'est pas un produit de transformation des pigments tétrapyrroliques. Peut-être représente-t-il un reliquat protéinique.

On sépare aussi, à partir des cinq solutions de l'expérience (a) deux pigments : un brun, extrait par le butanol, qui possède toutes les caractéristiques du pigment I, et un jaune, extrait par le méthanol, après adsorption sur alumine et élution acide, et qui répond parfaitement aux propriétés du pigment II.

B) Afin de départager les rôles respectifs de l'oxygène et des radiations solaires l'expérience suivante a été réalisée.

Expérimentation - Une solution de 3 mg de biliverdine est répartie dans neuf tubes.

	conditions	Résultats			
		instantané	30mn	2 h.	3 h.
1) en tube scellé et :)	Insolation forte, 40°C	:	:	:	:
atmosphère d'azote:(		:	:	:	:
1bis) - d° - :)		0	:	0	+
avec des anti-oxy-:(		:	:	:	:
dants ou photopro-:(		:	:	:	:
tecteurs :)		:	:	:	:
2) en tube scellé et :)	- d° -	:	:	:	:
atmosphère de gaz :)		:	:	:	:
carbonique :)		:	:	:	:
2bis) - d° - :)		0	:	0	+
avec des anti-oxy-:(		:	:	:	:
dants ou photopro-:(		:	:	:	:
tecteurs :)		:	:	:	:
3) sous courant :)	Obscurité, 18°C	:	:	:	:
d'oxygène :)		0	:	0	0
4) dans les cuves du :)	18°C	:	:	:	:
spectrophotomètre :)		:	:	:	:
aux niveaux d'ab- :)		0	:	0	+
sorption de la bi-:(		:	:	:	:
liverdine (210,350 :)		:	:	:	:
570 mμ) :)		:	:	:	:
5) avec une goutte :)	Obscurité, 18°C	:	:	:	:
d'eau oxygénée à :)		+	:	:	:
0,3 volumes :)		:	:	:	:
6) sous courant :)	Insolation forte, 40°C	:	:	:	:
d'oxygène :)		0	+	:	:
7) - d° - :)	Insolation forte, 18°C	:	:	:	:
:)		0	+	:	:

La solution 5 est jaune instantanément ; la 6ème et la 7ème au bout de 30 minutes, les 4 premières sont toujours vertes au bout de 2 heures ; leur décoloration partielle s'effectue seulement au bout de trois heures d'insolation. Au bout de 8 heures les solutions 5, 6 et 7 sont totalement décolorées.

L'action simultanée des radiations solaires et de l'oxygène s'avère donc nécessaire. Par conséquent il semble que la température n'ait aucune action sur le passage in vitro, du vert au brun.

Les solutions Ibis et 2bis, malgré l'addition de 3 mg de photoprotecteurs ou d'anti-oxydants (acide ascorbique, cystéine, ergothionéine - cystine, propyl-méthyl-thiouracile, thiocétamine)

et leur maintient en atmosphère pauvre, se décomposent dans les mêmes temps que les solutions ne renfermant pas de produits protecteurs.

- c) L'expérimentation précédente est reprise en remplaçant la biliverdine de synthèse par du chromoprotéide vert issu des téguments de Mantis ou Sphodromantis, de telle façon que la quantité de biliverdine soit approximativement égale à 3 mg.

Le temps d'oxydation d'une solution de chromoprotéide vert issu des téguments de Mantis, est augmenté de moitié par rapport à celui d'une solution de biliverdine authentique ; celui d'une solution de chromoprotéide vert de Sphodromantis est multiplié par trois.

Les produits d'oxydation ainsi obtenus ne sont plus des chromoprotéides mais des substances brunes, libres, qui continuent à s'oxyder et à se décolorer.

Cependant, à l'inverse de ce qui se passe avec une solution de biliverdine, une élévation de température accélère l'oxydation du chromoprotéide.

Dans le cas du chromoprotéide vert extrait des téguments de Locusta, l'oxydation est très rapide, puisqu'en un quart d'heure, le stade brun est atteint.

La différence fondamentale avec les insectes précédents réside dans l'oxydation du chromoprotéide brun qui, au bout de huit jours d'irradiation solaire et de suroxygénation, n'a pas dépassé le stade de coloration jaune intense.

- 5°) Nature chimique des pigments bruns, isolés de Mantis religiosa Sphodromantis viridis et Locusta migratoria. (PASSAMA-VUILLAUME 1966 a et c).

Exposé des résultats

Sans toutefois pouvoir préjuger du mode physiologique précis de leur formation, j'ai pu montrer dans ce qui précède, que les pigments bruns des trois orthoptères étudiés provenaient d'une oxydation de la biliverdine par irradiation lumineuse. La réaction inverse de réduction des pigments bruns en biliverdine ayant

pu être observée, il semble que l'on ait à faire à l'équilibre biologique suivant :



Le facteur x inconnu, assurant la réduction des pigments bruns en biliverdine pourrait être un ensemble enzymatique. Cependant l'hypothèse d'une synthèse totale "de novo" de la biliverdine à partir de précurseur ne doit pas être négligée.

Pour l'instant le seul argument en faveur de la première hypothèse réside dans une observation de nature biologique : un insecte brun, mis dans les conditions de verdissement (voir étude biologique p.) devient vert en 3 ou 4 minutes au moment de la mue.

Bien qu'une réaction de GMELIN "inverse" (opérant donc par réduction) n'ait jamais été observée à ma connaissance, il devenait alors intéressant de comparer les propriétés de ces pigments bruns à ceux formés in vitro par l'oxydation nitreuse de la biliverdine.

A cet effet la biliverdine authentique a été oxydée d'une part jusqu'aux stades brun, d'autre part jusqu'au jaune par un mélange d'acides nitrique et nitreux. Un fractionnement similaire à celui déjà décrit a été appliqué à cette fraction brune. Les pigments I et II ainsi obtenus ont été comparés, par électrophorèse sur papier et par spectrophotométrie en lumière ultra-violette et visible, aux fractions correspondantes I et II isolées des orthoptères. Le comportement et les propriétés de ces fractions sont identiques (figure 9). Il est cependant probable que les fractions I et II provenant des orthoptères ou, de la réaction de GMELIN appliquée à la biliverdine, soient encore des mélanges. Toutefois

l'identité des propriétés permet de conclure à la nature tétra-pyrrolique des pigments bruns isolés de Mantis religiosa, Sphodromantis viridis et Locusta migratoria. On sait que le stade jaune de la réaction de GMELIN correspond à la formation de la choléthéline : il est possible que cette substance soit un des constituant du mélange puisque les fractions I et II présentent en lumière U.V. la fluorescence intense jaune déjà décrite pour la choléthéline.

Les colorations vertes et jaunes sont en quelque sorte les deux pigmentations extrêmes. Pour Mantis religiosa, il existe une série d'animaux de teintes variées : bruns, roux, brun-roux-violet etc....

De même chez Sphodromantis, on trouve des formes quasiment violettes.

L'oxydation de GMELIN passe par différents stades colorés intermédiaires, en particulier : bleu, violet, rouge, orange. A première vue, il ne paraît donc pas impossible que ces diverses colorations observées in vivo, correspondent aux différents stades de l'oxydation de GMELIN.

Exposé des techniques et des détails expérimentaux. -

1) Obtention des pigments brun et jaune à partir de la biliverdine.

a) Oxydation de GMELIN

11 mg de biliverdine N.B.C. ont été dissous dans du chloroforme fraîchement distillé (6 ml). Dans une ampoule à décanter, on ajoute à cette solution un volume égal d'acide nitrique fumant contenant de l'acide nitreux (50 mg de nitrite de sodium pour 6 ml d'acide nitrique) et on agite. Dans un premier essai on arrête l'oxydation au stade brun en décantant la phase chloroformique dès l'apparition de la coloration violette, et en lavant 10 fois par l'eau ; dans un second essai on opère de la même façon, mais on attend l'apparition du stade orangé.

b) Fractionnement en pigments brun I et jaune II

La technique est la même que celle utilisée lors du fractionnement de la pigmentation brune de Mantis religiosa.

- 2) Comparaison chromatographique, électrophorétique et spectrophotométrique des pigments obtenus, avec les pigments brun et jaune des insectes étudiés.

Voir figures 6 à 11,

III - AUTRES ASPECTS BIOCHIMIQUES DES PIGMENTATIONS VERTES ET
BRUNES.

- 1°) Etude de la pigmentation et du pH de l'hémolymphe de Mantis religiosa - (PASSAMA-VUILLAUME - 1961)

L'hémolymphe des mantes (larves ou adultes) est colorée en vert par la biliverdine IX_a ou en brun par des tétrapyrroles d'oxydation de la biliverdine, souvent indépendamment de la coloration tégumentaire actuelle.

Son pH est mesuré au pHmètre à l'aide d'une microélectrode dans laquelle on dépose 0,1 ml d'hémolymphe.

Le pH des mantes brunes est toujours légèrement acide (6,7) ; celui des mantes vertes est toujours légèrement basique (7,3 - 7,4).

Le phénomène de changement de coloration s'accompagne toujours d'une variation du pH interne.

2°) Biosynthèse de la biliverdine par *Mantis religiosa* et *Locusta migratoria* - (PASSAMA-VUILLAUME - 1966 e)

. Exposé des résultats

Les pigments tétrapyrroliques représentent, comme on vient de le voir, les constituants essentiels de la coloration verte et brune de *Mantis religiosa*, *Sphodromantis viridis* et *Locusta migratoria*. On peut se demander si ces pigments ont une origine endogène ou exogène.

Il est connu que la biliverdine est biosynthétisée chez les vertébrés à partir du glycocolle (MAITLAND 1950). A ma connaissance une telle biosynthèse n'a jamais été décrite chez des invertébrés. On peut se demander si la biliverdine isolée des insectes précités provenait d'une biosynthèse totale, in situ, ou bien d'une biosynthèse procédant d'éléments pyrroliques, voire tétrapyrroliques, présents dans leur nourriture.

Je démontre ici l'existence d'une biosynthèse totale de la biliverdine chez *Mantis religiosa* et *Locusta migratoria*. Ce travail met en évidence pour la première fois la possibilité d'un tel processus biologique chez des invertébrés.

Après injection de glycocolle- $1,2^{14}\text{C}$, les mantes ont été sacrifiées après 32 heures et les criquets après 72 heures. La biliverdine a été isolée comme précédemment sous forme de son ester méthylique. L'ester isolé par chromatographie est radioactif et les chromatographies ultérieures montrent une augmentation de cette radioactivité jusqu'à une valeur pratiquement constante.

Le glycocolle, précurseur des pigments biliaires chez les

vertébrés, est donc incorporé dans la biliverdine chez Mantis religiosa et Locusta migratoria.

Détails expérimentaux

25 larves vertes de Mantis religiosa (4ème stade) et 10 larves vertes de Locusta migratoria (2ème stade) ont été utilisées. Les premières ont reçu chacune $2\mu\text{C}$ de glyco-colle $1,2^{14}\text{C}$ (activité spécifique : 74 mC/mm) dissous dans 3 mm^3 d'une solution de Ringer pour insecte. Les secondes ont reçu chacune $1\mu\text{C}$ du même glyco-colle dissous dans 10 mm^3 de Ringer. Les injections ont été effectuées avec une seringue de précision au niveau du quatrième anneau abdominal (tergite ou sternite).

Les mantes ont été tuées 32 heures après l'injection et les criquets 72 heures après, par précipitation dans la glace carbonique. Les pigments verts ont été extraits par l'eau, et les esters méthyliques préparés après lyophilisation de ces extraits, selon les techniques précédemment utilisées. A ce stade, et dans les deux cas, 7 mg de biliverdine authentique ont été introduits comme entraîneur.

Chez Mantis religiosa, la première chromatographie sur colonne d'alumine a conduit à 4,8 mg d'ester méthylique de biliverdine cristallisé, de radio-activité 243 c/min/mg (1) (activité spécifique : 148.000 c/min/mm). Une seconde chromatographie fournit 1,7 mg d'ester de radioactivité 540 c/min/mg (activité spécifique : 330.000 c/min/mm). Une troisième purification donne 0,8 mg d'ester méthylique de radioactivité 970 c/min/mg (activité spécifique : 590.000 c/min/mm). Après une quatrième chromatographie, on récupère 0,5 mg d'ester de radioactivité 980 c/min/mg (activité spécifique : 598.000 c/min/mm).

Avec Locusta migratoria la première chromatographie de l'ester méthylique de la biliverdine sur colonne d'alumine (SANNIE) conduit à 1,3 mg d'ester cristallisé de radioactivité 130 c/min/mg (activité spécifique : 79.300 c/min/mm) ; une seconde chromatographie donne 0,5 mg de produit, de radioactivité 225 c/min/mg (activité spécifique : 137.250 c/min/mm). Une dernière purification conduit à 0,4 mg d'ester de radioactivité 230 c/min/mg (activité spécifique : 140.300 c/min/mm).

L'authenticité des esters isolés a été vérifiée par leur point de fusion (216°), par les Rf en chromatographie sur papier et par les spectres U.V. et visibles. (voir chapitres précédents)

(1) Les mesures de radioactivité ont été effectuées avec l'appareil Nuclear Chicago de rendement 18 %.

30) Action des radiations β γ et X sur les pigmentations de
Mantis religiosa.

• Exposé des résultats.

On a vu que l'irradiation lumineuse induit chez Mantis religiosa et Sphodromantis viridis, la disparition de la coloration hypodermique verte et l'apparition de plusieurs teintes brunes.

On a prouvé que ce résultat est également valable si on extrait le pigment vert et si on l'irradie en présence d'**Oxygène**. Ceci met en évidence le phénomène d'oxydo-réduction suivant :

Pigment tétrapyrrolique : Biliverdine — 02 —→ pigments tétra-
pyrrolique bruns
↑ Réduction enzymatique ↓

L'irradiation du chromoprotéide vert ou de la biliverdine par les Rayons X suivant la technique utilisée par BEAUMARIAGE et ALS, ou par les rayons fournis par une bombe au CO^{60} (1) a montré que les molécules de biliverdine, au lieu de se réarranger au sein du même squelette tétrapyrrolique, comme elles le font sous l'action d'une irradiation lumineuse, se cassent en deux, en dipyrroles incolores : pentdyopents et propentdyopents.

Pour rompre, par les rayons X ou γ , les molécules d'un échantillon de 4 mg de biliverdine, la dose nécessaire est voisine de 100 KR.

On peut enfin se demander quelles seraient les conséquences

(1) Qu'il me soit permis de remercier Monsieur DEVORE de l'Institut des faibles radioactivités à Gif-sur-Yvette et Messieurs CHARTOL et CHOQUET de l'Institut de Physique nucléaire d'Orsay qui ont eu l'amabilité de me laisser utiliser leurs générateurs de Rayons X et γ .

d'une irradiation ionisante fournie par un temps d'action suffisant, sur l'apparition de la coloration hypodermique verte des mantes, dans les conditions optimales de verdissement.

Les résultats sont les suivants :

1°) une irradiation β de $2/3$ de μc . empêche la formation de la coloration verte, d'induit l'apparition des pigmentations brunes et brun rouges.

2°) une irradiation β de $4/3$ de μc . représentant une dose létale à 80 %, empêche la formation du chromo-protéide vert et provoque la décoloration des téguments.

L'action de ces deux irradiations se manifeste pendant deux mues au moins. Les larves retrouvent ensuite la possibilité de se pigmenter en vert dans les conditions optimales de verdissement (voir l'étude biologique).

Les quantités d'énergie ionisante injectées sont très faibles, et peuvent être assimilables à la quantité de radioactivité naturelle produite par les sols.

L'étude biochimique des virages pigmentaires met en évidence le rôle essentiel de l'IRRADIATION LUMINEUSE. Cette dernière analyse permet d'envisager en outre la possibilité d'une action minime de l'irradiation ionisante naturelle des sols.

Description des techniques et détails expérimentaux.

Suivant la même technique que celle utilisée dans l'expérience de biosynthèse, 3 mm³ de solution de Ringer contenant $2/3$ de μc de glyocolle radioactif, (mêmes caractéristiques que celles précédemment énumérées) sont injectés à 42 larves de Mantis religiosa ne possédant pas encore de coloration définie :

4 jours après, 22 de ces larves subissent une deuxième injection identique à la première.

Les larves injectées, de même que 20 larves témoins non injectées, sont placées dans les conditions optimum de verdissement définies dans le cadre d'une irradiation lumineuse (voir l'étude biologique).

On obtient les résultats suivants :

1°) Pour les larves témoins

En moins de 15 jours la coloration verte attendue apparaît et persiste tout au long de l'expérimentation.

2°) Pour les mantes ayant reçu une seule dose de glycolle radioactif :

Entre le début de l'expérimentation et la première mue (qui a lieu moins de 15 jours après) les larves prennent une coloration brun-roux intense, comme si elles avaient été irradiées sous des radiations rouges et infra-rouges et sous une forte intensité.

Elles gardent cette coloration lors de la mue suivante. Dans l'intermue qui suit, la radioactivité générale de l'insecte diminue. (Le Cl^{14} est excrété surtout sous forme de CO_2). Trois mues après le début de l'expérience, ces larves prennent enfin la coloration verte normalement attendue.

3°) Pour les 22 mantes ayant reçu 2 doses de glycolle marqué :

Dans les cinq jours qui suivent le début de l'expérience, 14 mantes meurent après décoloration totale. Les survivantes demeurent jaune très pâle pendant deux autres intermues. A la troisième mue, alors que leur radioactivité n'est plus décelable, elles deviennent de couleur vert pâle.

CONCLUSIONS GENERALES DE LA PREMIERE PARTIE. -

La pigmentation verte, tégumentaire et sanguine de Mantis religiosa, tégumentaire de Sphodromantis viridis et de Locusta migratoria (race normale et albinos) n'est le fait :

- 1°) ni d'une chlorophylle apportée par la nourriture
- 2°) ni de la superposition de deux chromoprotéides dont les groupements colorés sont un pigment biliaire bleu et un caroténoïde jaune.

Elle dépend d'un seul chromoprotéide dont le groupement prosthétique est un pigment vert, isolé et caractérisé, après préparation d'un ester méthylique, comme la BILIVERDINE IXd.

Ce pigment tétrapyrrolique est biosynthétisé à partir du glycocolle par au moins deux des insectes précités : Mantis religiosa et Locusta migratoria.

La protéine joue un rôle protecteur vis-à-vis du pigment, dont elle empêche la dégradation en produits bruns puis jaunes, sous l'action de l'IRRADIATION LUMINEUSE ou IONISANTE. Cette action photoprotectrice est d'ailleurs variable selon les espèces. On peut dire qu'elle est intense chez Sphodromantis, appréciable chez Mantis, très réduite chez Locusta.

Les pigments brun-rouge-violet (Mantis), brun (Locusta et Mantis) et jaune (Locusta et Mantis) isolés des téguments de ces insectes (dont ils constituent la coloration générale) ont le même comportement dans les différents systèmes, de fractionnement chimiques, chromatographiques, électrophorétiques et spectrophotométriques que :

- 1°) les pigments bruns ou jaunes obtenus par l'oxydation de la biliverdine IX Δ sous l'action de l'irradiation lumineuse ou ionisante.
- 2°) les pigments tétrapyrroliques (de coloration identique aux pigments tégumentaires isolés) fournis par l'oxydation de GMELIN sur la biliverdine.

Les pigments tégumentaires des insectes "bruns" (ce terme englobe les différentes colorations mentionnées ci-dessus) cités peuvent donc être considérés comme des pigments tétrapyrroliques, libres chez Mantis et Sphodromantis, liés à une protéine chez Locusta. Ils peuvent être dégradés en pigments dipyrroliques (pentdyopents et propentdyopents) sous l'action des rayons X et γ (Mantis) ou d'acides (Locusta)

La pigmentation générale "brune" de ces trois orthoptères n'est pas due à une "Insectorubine" (mélange de caroténoïdes et d'ommochromes) mais à des pigments tétrapyrroliques provenant de l'oxydation, à des degrés différents, de la biliverdine, sous l'action d'une irradiation lumineuse ou ionisante.

Enfin la réduction, extrêmement rapide des pigments tétrapyrroliques bruns a été obtenus à partir d'extraits tégumentaires exposés à une faible lumière (intensité 300 à 400 lux). Ce résultat suggère donc l'existence d'un système enzymatique réducteur, présent à l'intérieur des cellules, ne fonctionnant qu'avec une luminosité réduite.

Le passage du vert au brun consiste donc en une réaction d'oxydo-réduction (schéma 15) sous la dépendance étroite de l'irradiation lumineuse (augmentée peut-être de l'irradiation ionisante

naturelle des sols). Cette réaction s'accompagne toujours (chez Mantis du moins) d'une variation du pH interne, qui est basique en présence du pigment vert, et acide quand les téguments ont une coloration brune.

HISTORIQUE DE LA BIOLOGIE DU CHANGEMENT DE COLORATION DE MANTIS RELIGIOSA.

Les recherches effectuées jusqu'à ce jour aboutissent à deux conclusions diamétralement opposées : 1°) la pigmentation de Mantis religiosa est un phénomène d'homochromie en rapport direct avec celle du substrat sur lequel elle vit ; 2°) elle n'est pas le résultat d'un phénomène d'homochromie, mais dépend exclusivement de la valeur relative de la température, de l'hygrométrie et de l'illumination.

1° Travaux montrant que la coloration des mantes est un phénomène d'homochromie.

Mantis religiosa a été décrite pour la première fois en 1758 par LINNÉ sous le nom de Gryllus mantis religiosus. POIRET en 1784 signale son cannibalisme et ses amours sanguinaires. En 1890, FINOT sépare la mante des gryllides et lui donne le nom de Mantis religiosa.

L'essentiel de son comportement biologique est étudié entre 1897 et 1935 par FABRE (1897), RABAUD (1913), ROLLINAT (1926), BINET (1931) et ROEDER (1935). Cependant il faut attendre 1907 et 1911 pour que PZIBRAM et LAMBERTIE effleurent le problème biologique du changement de coloration et émettent l'hypothèse suivant laquelle ce phénomène est en rapport avec la couleur du substrat. RABAUD (1926), CHOPARD (1949), pensent que ce "mimétisme" sert en réalité de camouflage ; BINET (1954) parle même de "mimétisme offensif" : il y a là un élément précieux qui permet à la mante non seulement d'échapper plus facilement aux regards de ses ennemis mais encore et surtout, de tromper plus facilement sa proie. Ce dernier point est primordial, si l'on pense que la mante ne chasse qu'à l'affût".

Les analyses des interactions entre "couleur du milieu - couleur de la mante" abondent ; par exemple : RABAUD (1926) enferme une nymphe "vert émeraude" dans un cristalliseur qui repose sur une table de coloration brune. Au bout de quelques jours l'insecte mue. Aussitôt après, alors que les élytres et les ailes ne sont pas encore déployées, la larve est toujours d'un beau vert. Le déploiement des ailes et des élytres s'effectue assez lentement et, parallèlement, l'auteur constate que l'animal devient brun sur toutes les parties découvertes. Par contre celles dissimulées sous les élytres sont encore vertes ou blanchâtres. Les jours suivants l'animal tout entier est devenu d'un brun uniforme.

JAMES (1944) décrit le phénomène ci-après "une larve primitivement verte est devenue brune parce que placée sur fond brun, puis retourne au vert après avoir reposé sur un fond d'herbe vert".

ERGÈNE (1952) montre que des mantes placées à l'état larvaire dans des cages à parois diversement colorées (vert-brun -

D E U X I E M E P A R T I E

ETUDE BIOLOGIQUE

DES DEUX PIGMENTATIONS

ET DU VIRAGE PIGMENTAIRE CHEZ MANTIS RELIGIOSA

rouge orangé - violet et noir) prennent en général la teinte du substrat proposé.

Et l'on connaît encore de très nombreux exemples qui tendent à prouver que la coloration des mantes est un phénomène d'homochromie directe.

La conclusion de ces travaux est fournie par BINET :
"la coloration des mantes semble dépendre de la couleur du substrat sur lequel stationne l'insecte au moment de la mue, et dans les heures qui suivent la mue. Tout se passe comme si les téguments de la mante effectuaient une photographie du milieu dans lequel elle vit, les téguments étant impressionnés par la couleur de ce milieu".

2° Travaux montrant que la coloration des mantes n'est pas un phénomène d'homochromie.

JOVANCIC (1960) démontre que l'"aspect physique du sol est sans importance directe dans la pigmentogénèse". Il énonce "les règles" du verdissement et du brunissement de Mantis religiosa :
"En lumière blanche, solaire ou artificielle, :

- une température modérée (jusqu'à 30°C.) et une humidité relative supérieure à 60 % favorisent la genèse du pigment vert.

- une température élevée (au-dessus de 40°C) et une humidité inférieure à 60 % ont une action brunissante sur des larves déjà vertes".

JOVANCIC rejette la thèse du camouflage offensif et défensif des insectes "homochromes", pour émettre l'hypothèse suivant laquelle "les pigments tégumentaires des espèces vivant dans les terrains découverts jouent un rôle purement physiologique protégeant l'animal des radiations solaires nocives : ultra-violettes (en milieu humide sous une température modérée) et infra-rouges (en milieu sec et chaud)".

Ces résultats rejoignent ceux qu'ALBRECHT (1964-1965) a obtenu sur une autre espèce d'Orthoptères Locusta migratoria, et qui montrent que l'adaptation chromatique de cet insecte, dans sa phase solitaire ou grégaire, est exclusivement régie par le pourcentage d'humidité : les animaux deviennent verts lorsque le taux d'humidité relative est supérieur à 80 %, et bruns quand il est inférieur à 30 %.

On est donc en présence de deux interprétations sur l'adaptation chromatique de Mantis religiosa. Aucune ne parvenant toutefois à fournir des résultats totalement satisfaisants.

INTRODUCTION GENERALE DE LA DEUXIEME PARTIE

E verdau dins lis estoubloun
Contro uno espigo d'ordi blound
Qu'éro granado à listo doublo
Verguère iéu
Un prégo diéu
D'estoublo (1)

"Les Iles d'or"

FREDERIC MISTRAL.

Au cours de l'étude précédente, menée in vitro, le rôle prépondérant de l'irradiation lumineuse sur les pigmentations tétrapyrroliques vertes et brunes de trois insectes (Mantis religiosa, Sphodromantis viridis et Locusta migratoria) a été démontré.

En conséquence, l'essentiel du travail biologique, qui fait l'objet de cette deuxième partie, est axé sur le rôle de l'irradiation lumineuse au niveau des variations pigmentaires, intracellulaires, chez les larves et l'imago de Mantis religiosa.

Il était donc indispensable, à priori, de connaître les conditions dans lesquelles le facteur "lumière" peut agir :

1°) est-ce par l'intermédiaire de la vision des sols colorés (théorie classique de l'homochromie chez Mantis) ?

2°) La température et l'hygrométrie en limitent-elles son rôle ?

3°) Ou bien, l'irradiation est-elle le facteur principal, provoquant l'oxydo-réduction à l'intérieur des cellules hypodermiques de l'insecte ? S'il en est ainsi, quel est le rôle relatif

(1) Et verdâtre au milieu des chaumes - contre un épi d'orge blond - grainée à double rang - moi je vis - une mante religieuse - des champs de chaumes.

de chacune de ses composantes (durée, intensité, qualité) ?

D'autres problèmes s'ajoutent aux précédents. Par exemple, à quels moments du cycle biologique de la mante les virages pigmentaires peuvent-ils se produire ? Où se situe la photoréception ?

Pour qu'un tel travail expérimental puisse être correctement réalisé, il était avant tout nécessaire de procéder à des mises au point préalables, concernant des problèmes d'ordre technique (conditions d'élevage), biologiques (cycle de l'insecte, variabilité des pigmentations, localisation des pigments), biométriques (n'existe-t-il pas une race morphologique verte et une brune ?) et écologiques (situation et répartition pigmentaire de l'animal dans ses biotopes naturels). Ces questions seront donc traitées dans les premiers chapîtres.

I - BIOLOGIE DU MATERIEL. -

Les données historiques nous montrent que les travaux biologiques antérieurs ne portent que sur quelques individus (1 à 10) pendant peu de temps (en général l'expérience n'est pas poursuivie au-delà d'une ou deux mues). Cela tient, non à la négligence des chercheurs, mais aux difficultés de toutes sortes qu'il y a à maintenir la survie des larves dès leur éclosion, ou à des stades peu avancés. Dans ces conditions, on conçoit que seules des hypothèses, même contradictoires pouvaient être émises.

Il était donc indispensable de mettre au point une technique d'élevage permettant de conduire des expériences statistiquement correctes par leur durée et le nombre d'individus.

La connaissance des parfaites conditions d'élevage, et par là, du cycle biologique de l'insecte permettra de poursuivre sur plusieurs générations le contrôle pigmentaire génotypique de Mantis.

L'élevage et le cycle de la mante d'Afrique du Nord, Sphodromantis viridis, (qui a été utilisée dans l'étude chimique des pigmentations vertes et brunes) seront brièvement abordés.

Après avoir établi une table de référence des différentes pigmentations, une étude biométrique (sommairement décrite ici et effectuée sur des imagos verts et bruns) complètera la connaissance de notre matériel.

1°) Elevage et cycle biologique de Mantis religiosa et Sphodromantis viridis.

Mes premiers essais d'élevage de larves nouvellement écloses des oothèques de Mantis se sont révélés infructueux : seules quelques larves franchissaient le cap de la première mue, mais ne survivaient pas au-delà d'une quinzaine de jours.

Les techniques d'élevage étaient cependant conformes à celles proposées dans la littérature.

Sur les conseils de JAMES et ROEDER (1962) (1) j'ai alors travaillé sur des espèces de mantidae, plus robustes que la mante européenne, en l'occurrence sur Sphdromantis viridis (mante d'Afrique du Nord) qui se trouve ainsi et souvent étudiée parallèlement à Mantis

Cependant, après de nombreux tâtonnements, les problèmes de la survie et de la croissance des jeunes larves de mantes, ont pu être résolus.

De même, le cycle biologique de cet insecte, inconnu jusqu'ici a été décrit.

(1) communication personnelle.

Elevage de Mantis religiosa.

Ces insectes, on le sait, ont un régime carnassier, composé exclusivement de proies vivantes. Aussi doit-on les isoler dès leur capture, s'il s'agit de larves ou d'adultes récoltés dans la nature (technique classiquement employée par les précédents chercheurs dans ce cas) ou dès l'éclosion (ce que personne ne faisait jamais). En effet les larves sont agressives et s'entre-dévorent dès leur naissance, même si elles ont à leur disposition une nourriture abondante et variée (drosophiles, pucerons, grillons).

Différents types de cages peuvent être utilisés. Les plus pratiques se sont révélés être des bocaux d'un litre, en verre, pyrex, rhodoïde ou grillage, clos par un voile de tergal et possédant à l'intérieur, pour servir de support à l'animal, des branchages secs. La température doit être voisine de 20°C la nuit et 30 à 35°C le jour. La lumière continue (500 lux d'intensité) est facilement acceptée, cependant c'est l'illumination naturelle d'une serre qui a été le plus souvent employée. Ces conditions suffisent aux grandes larves et aux adultes. L'élevage des larves nouvellement écloses, ou des quatre premiers stades, nécessite, en outre, le maintien d'une forte humidité relative (60 à 80 %). Ainsi le fond des bocaux est-il tapissé d'une couche de sable de Fontainebleau constamment humidifié.

Chaque mante reçoit quotidiennement deux grillons de taille proche de celle de notre insecte et provenant d'un élevage en masse, parallèle à celui des mantes.

L'élevage maintenu dans un parfait état de propreté permet d'élever un pourcentage correct d'individus dans chaque population.

L'éclosion des larves se faisant dans la nature en avril ou mai, sept à huit mois s'écoulent entre le moment de la ponte de l'oothèque et celui de l'éclosion. Afin de maintenir constamment des élevages **valables**, il est donc nécessaire de rompre la diapause naturelle des oeufs. Pour cela, peu après la ponte, les oothèques sont placées sur une couche de sable de Fontainebleau, humidifié, et maintenues à la température de 5°C. Au bout de deux mois elles sont réchauffées dans une étuve à 30°C. (+ 2°C.) pendant 20 à 25 jours. Les oothèques peuvent être conservées à la température de 5°C pendant plus de 12 mois. Cependant il est à noter que la durée de réchauffement à 30°C. est alors plus longue (28 à 35 jours).

Le rendement d'une oothèque (obtenue en laboratoire ou récoltée dans la nature) est d'environ 35 à 40 % à la fin du cycle biologique. Cette mortalité a presque toujours lieu au moment de la mue. 25 % des individus morts avant le 4ème stade présentent des anomalies en forme d'appendices pairs, visibles au niveau des derniers sternites abdominaux (PASSAMA-VUILLAUME 1966g ; 10 % disparaissent au moment de la mue imaginale.

Description du cycle biologique dans des conditions naturelles (figures 12 et 13).

L'éclosion des oothèques sous l'éclairement naturel des mois de mai, juin, juillet, août à Montpellier sur une terrasse exposée Sud, Sud-est, avec une température maximale (dans les bo-
caux) de 42°C. et minimale de 18°C, et une humidité relative maximale de 75 % et minimale de 30 %, conduit à des larves de couleur miel très clair qui sortent de leur première exuvie sur l'oothèque même. Quelques heures après, et, dans n'importe quelles conditions, les tergites, les pattes, la tête et les sternites abdominaux ont pris une couleur foncée dans laquelle on peut distinguer à la loupe du brun et du vert. Les sternites thoraciques sont plus clairs. Les larves mesurent environ 5 mm., et possèdent 10 tergites et 8 sternites abdominaux. Dans la plupart des cas, on distingue 2 cerques, 2 styles et 2 bourrelets anaux poilus.

Certaines oothèques (20 %) laissent échapper des larves déjà sexuellement différenciées dont 40 % ne possèdent pas de styles. Suivies tout au long de leur croissance, elles se montrent effectivement de sexe femelle. Les 60 % restant sont des mâles.

Les larves vont augmenter leur poids jusqu'à 6,1 mg. et atteindre la taille de 9 à 10 mm.

Au bout de huit jours 55 % de mâles et 65 % de femelles réalisent leur deuxième mue. 45 % des mâles et 25 % des femelles ont une intermue de 12 jours ; les femelles restantes mettent 14 jours à muer. La taille moyenne de ces larves (mâles ou femelles) est de 10 et 12 mm. Pesant au moment de la mue 5,5 mg. les femelles atteignent, au bout de 24 heures, le poids de 10 mg. et les mâles celui de 8 mg. Toujours avec des pourcentages variés, les femelles et les mâles qui ont respectivement grossi jusqu'à 50,5 mg. et 45,7 mg., vont muer pour la troisième fois après une intermue comprise entre 10 et 18 jours. Les larves de troisième stade mesurant, en moyenne 20 et 22 mm. et pesant entre 32 et 34 mg. sont sexuellement bien différenciées. On ne peut plus faire de confusion : les styles n'appartiennent qu'aux mâles, l'oviscapte se dessine très bien. La longueur des antennes commence à être différente : plus importante chez les mâles que chez la femelle. Le nombre des sternites abdominaux visibles, est maintenant de neuf chez le mâle et de sept chez la femelle. Ces caractères sont ceux de l'adulte.

A partir de ce stade, les insectes peuvent prendre, selon les conditions dans lesquelles ils se trouvent, la coloration verte ou brune. Mais on ne rencontrera aucune différence dans le poids ou la taille, que l'insecte possède l'une ou l'autre de ces colorations. Enfin la tache noire des aisselles des pattes ravisseuses commence à se dessiner. Il n'y a pratiquement plus de grosses taches noires sur les pattes ravisseuses. Les larves

femelles vont grossir jusqu'au poids de 122 mg. et les larves mâles jusqu'à celui de 100 mg.

20 à 25 jours après la troisième mue, et toujours avec des pourcentages très variés, les larves de quatrième stade vont faire leur apparition. Les femelles pèsent en moyenne 100 mg. et mesurent 32 mm.; les mâles 96 mg. et 28 mm. Les larves se caractérisent par la netteté de la tache noire, ou noire et blanche, de l'aisselle des pattes ravisseuses.

L'intermue à tendance à s'allonger de 15 à 21 ou 25 jours. Les mantes femelles prennent pendant ce temps un poids moyen de 323 mg. et les mâles de 280 mg. Ensuite la cinquième mue se manifeste. La longueur des femelles sera comprise entre 42 et 44 mm., son poids moyen oscillera aux alentours de 284 mg. Le mâle mesurera de 38 à 42 mm. et pèsera 260 mg.

A l'intermue les insectes femelles grossissent jusqu'à 470 mg., les mâles jusqu'à 310 mg. Le stade suivant sera différent selon que l'on aura à faire à un mâle ou à une femelle.

Dans le cas des mâles le sixième stade sera le stade imaginal, qui donnera le jour au mâle adulte de 380 mg. et 50 à 52 mm. de longueur.

Dans le cas des femelles, le sixième stade demeurera encore un stade larvaire où l'individu grossira de 400 mg. à 510 mg. avant d'accomplir sa dernière mue. Un imago femelle mesure 60 à 70 mm. et pèse 470 mg.

A la fin de sa vie son poids ne dépassera pas 20 grammes.

Mais, même dans les conditions optimales de croissance, il n'y a pas plus de 20 % des individus d'une même oothèque qui respectent rigoureusement le schéma type décrit ci-dessus : 5 stades larvaires mâles et 6 stades larvaires femelles. 60 % ont un stade supplémentaire à 16 mm., 40 % possèdent un stade intermédiaire qu'on pourrait appeler 4 bis.

En outre, les descriptions ci-dessus montrent que les mues ne sont jamais réalisées à date fixe et que la durée des intermues de même stade, n'est pas une valeur rigoureuse.

De ce fait la durée du cycle elle-même n'est pas précise.

25 %	des femelles	sont adultes	entre	52 et 59	jours,
50 %	"	"	"	60 et 67	"
24 %	"	"	"	68 et 74	"
1 %	"	"		au bout de 80	"

67 %	des mâles	sont adultes	entre	52 et 59	jours
33 %	"	"	"	68 et 74	"

Entre le premier et le dernier adulte d'une même oothèque, élevés dans les mêmes conditions, il peut y avoir 28 jours d'écart.

Enfin une parenthèse concernera les exuvies. Elles sont incolores mais comportent des traces de fines ornements et ponctuations noires de nature mélaniques.

La coloration brune ou verte de Mantis religiosa n'est pas cuticulaire.

Elevage et cycle de Mantis religiosa sous un éclairage artificiel continu de 250 lux.

(Lampes à incandescence Mazda 75 W.), avec une humidité relative de 75 % et 30°C. $\pm$ 2°C.

Cette technique d'élevage ne semble pas convenir parfaitement aux mantes. Cependant comme elle permet d'obtenir un bon pourcentage de survie aux différentes mues, j'ai quelquefois utilisé cette méthode. Il faut cependant reconnaître que le nombre de stades est accru, tout comme dans les cas de sous-alimentation ou de sécheresse excessive. Ainsi on peut avoir une troisième mue à 14 mm., et une quatrième à 18 mm. etc. etc... Le record a été atteint par 3 larves qui ont rejeté 12 exuvies. Les temps d'intermues sont égaux aux valeurs les plus faibles notées dans les conditions naturelles d'élevage. Surtout la première qui ne dépasse pas 6 à 8 jours. Dans ces conditions la longueur du cycle ne dépend pas beaucoup de la multiplication des stades. Elle est comprise entre 60 et 85 jours dans les proportions suivantes :

40 %	de	femelles	sont	adultes	entre	60	et	65	jours
12 %	"	"	"	"	"	70	et	75	"
48 %	"	"	"	"	"	80	et	85	"
80 %	de	mâles	sont	adultes	entre	70	et	75	jours
20 %	"	"	"	"	"	80	et	85	"

C'est surtout au niveau du comportement et de l'aspect de l'animal que l'on note des différences peu encourageantes : l'animal a moins d'appétit, sa vivacité est extrêmement diminuée ; il se décolore peu à peu avant même d'atteindre le stade adulte.

Elevage et cycle de Sphodromantis viridis.

Cette mante élevée parallèlement à Mantis religiosa présente les caractéristiques suivantes :

1°) La sortie de toutes les larves de l'oothèque ne se fait pas forcément le même jour. En effet, 8 à 15 jours après la première éclosion, il peut y avoir une "reprise" des naissances, ce qui signifierait que les larves de Sphodromantis n'ont pas de diapause.

2°) Les mantes ne se débarrassent pas de leur exuvie au cours de leur acheminement à travers l'oothèque. Elles muent très loin dans un rayon de 15 à 20 cm. La première exuvie se détache facilement, aussi la perte en animaux est-elle moindre dès le départ.

3°) Dès la sortie de leur exuvie, elles se colorent en vert, et ce, même si l'éclosion a lieu sur fond noir, en plein soleil avec une température de 38°C et une humidité relative ne dépassant pas 30%.

4°) Les jeunes larves de premier stade mesurent 7 mm. 2 h. après leur naissance. Elles sont plus vivaces et robustes que celles de Mantis. Leur cuticule possède également beaucoup plus de dessins et d'ornementations mélaniques.

Moins voraces vis-à-vis de ses soeurs, Sphodromantis peut être facilement élevée en petits groupes de 20 (cages de ROEDER) pendant le premier mois, à condition de leur fournir abondamment grillons et pucerons.

Leur cycle est semblable à celui des mantes avec un nombre irrégulier de mues, et une durée d'intermue variable d'un individu à l'autre.

CONCLUSIONS

Malgré la fragilité des petites larves de Mantis religiosa, 35 % des larves écloses, 60 % des individus normaux sont menés jusqu'à la fin de leur cycle biologique, par l'établissement d'une technique d'élevage particulièrement délicate comportant les conditions suivantes :

- 1°) Insectes isolés dès l'éclosion.
- 2°) forte humidité relative (60 à 80 %) pour les larves des quatre premiers stades.
- 3°) température relativement élevée (20° à 35°C.) dans tous les cas.
- 4°) propreté rigoureuse des bocalux
- 5°) nourriture régulière et abondante.

Ainsi la descendance des accouplements réalisés, entre parents de même couleur ou de colorations différentes, a pu être contrôlée au cours des années de recherches. La rupture de la diapause naturelle des oeufs a permis un travail ininterrompu.

La connaissance parfaite du cycle biologique de Mantis religiosa montre que :

1°) des larves issues d'une même oothèque et élevées dans des conditions rigoureusement identiques, ne muent pas à date fixe (aussi peut-il y avoir 28 jours d'écart entre deux "frères" ou 2 "soeurs" accomplissant leur mue imaginale).

2°) le nombre des mues, lui-même, n'est pas rigoureux : dans les conditions optimales de croissance, il oscille entre 7 et 8 mues chez la femelle, et 6 à 7 mues chez le mâle. Dans les cas de sous-alimentation, de sécheresse ou d'éclairement continu, on remarque un accroissement du nombre de mues, surtout entre l'éclosion et les stades de longueur 28 à 32 mm.chez la femelle, tout au long du cycle chez le mâle.

Le temps des intermues supplémentaires est alors diminué (4 ou 5 jours d'intermues).

Dans les conditions de forte et constante humidité (80 à 90 %) et de faible illumination continue, la durée des intermues est au contraire fortement augmentée (jusqu'à 30 jours pour le dernier stade larvaire).

L'étude du cycle biologique permet en outre de constater que les colorations vertes et brunes n'apparaissent pas, chez Mantis religiosa, avant le troisième stade larvaire (le 4ème ou les suivants s'il y a mue supplémentaire entre la mue de longueur 12 mm.

et celle où la longueur atteint 20 - 22 mm). Elle nous fournit également la première preuve de localisation hypodermique des pigments de la mante : les exuvies étant toujours incolores.

Une mantidée d'Afrique du Nord, Sphodromantis viridis, dont l'élevage est relativement simple, mais qui présente un cycle aussi peu régulier que celui de la mante française, a permis d'établir d'intéressantes comparaisons avec Mantis.

2°) Variabilité pigmentaire de Mantis religiosa.

Les livrées des mantes, de l'éclosion au troisième stade larvaire présentent une teinte générale beige clair, peu après la mue, brun foncé à l'intermue. Elles épanouissent ensuite toute une gamme de pigmentations, allant du brun au roux, puis au roux-violine ; des verts pâles au vert tendre, du vert-jaune au vert-foncé, et en fin de vie (septembre-octobre) aux teintes jaunes plus ou moins décolorées. (cf. planche).

3°) Localisation des pigments chez Mantis religiosa. (PASSAMA-VUILLAUME 1962 b et d).

Pigments cuticulaires

La cuticule possède peu de scléroprotéines ; elles sont localisées (test à la potasse caustique) :

1°) au niveau des deux ornements noirs, ou noirs et blancs, des aisselles des pattes ravisseuses,

2°) autour des soies sensorielles chez les mantes vertes et brunes,

3°) chez les mantes brunes on en trouve également dans les ornements noirs des sternites abdominaux.

Pigments hypodermiques

a) Examen in situ des pigments hypodermiques à travers la cuticule.

Chez les mantes brunes ou rousses (cf. planche)

La coloration générale est brun-roux (1). A chaque soie sensorielle correspond une pigmentation noire-rouge très intense (2). Au niveau des sternites prothoraciques s'étendent deux plaques de couleur violine (3). On dépose une goutte de méthanol acidifié au niveau des plaques (3) et sur une petite quantité de la surface hypodermique (1) et (2). Les colorations rousses des zones (2) et (3) s'intensifient, celle de la zone I s'éclaircit et jaunit. L'addition ultérieure d'eau oxygénée (3 volumes) décolore les zones (2) et (3). Le dépôt d'une goutte d'hydrosulfite de sodium leur rend leur couleur rousse primitive, tandis que la zone (II) demeure brun clair. Cette réaction prouve la présence d'ommochromes seulement dans les zones (2) et (3). L'étude chimique a déjà montré que la pigmentation "brune" du tégument est due à des pigments tétrapyrroliques et que les ommochromes étaient quantitativement très peu représentés. Nous voyons ici, que ces derniers sont très localisés et non uniformément répartis dans les cellules hypodermiques.

Chez les mantes vertes (cf. planche)

Au milieu de la coloration générale verte et autour des soies sensorielles, on voit comme chez les mantes brunes des dépôts bruns qui présentent la réaction d'oxydo-réduction des ommochromes.

b) Examen in situ des pigments hypodermiques à partir de la membrane basale.

Chez les larves brunes : le pigment brun est accumulé en grande quantité dans toutes les cellules hypodermiques.

Chez les adultes bruns : les cellules hypodermiques des sternites abdominaux sont pratiquement apigmentées.

Dans les deux cas on trouve des zones hypodermiques situées sous les soies, renfermant un pigment plus rougeâtre.

Chez les larves vertes : toutes les cellules hypodermiques sont bourrées de pigment vert. On retrouve cependant les mêmes dépôts d'ommochromes au niveau des cellules trichogènes.

Chez les adultes verts : la partie de l'hypoderme située sous l'endocuticule contient le pigment vert. La base des cellules hypodermiques renferme un pigment brun qui n'est pas un ommochrome. Cette constatation tend à montrer que la disparition de la pigmentation verte au profit de la brune se produit d'abord dans la partie la plus interne du tégument puis évolue vers l'extérieur.

c) Examen histologique de l'emplacement de pigments hypodermiques.

La situation des ommochromes, des pigments bruns ne présentant pas la réaction d'oxydo-réduction des ommochromes, et du pigment vert, a été déterminée sur des coupes à congélation (1), non colorées d'épaisseur 10 à 15 μ m. Leur examen apporte toute confirmation aux observations réalisées in situ.

(1) J'adresse ma profonde reconnaissance à Monsieur SIMONS TURCHINI Chef de travaux, disparu depuis, qui m'avait permis de mener à bien cette étude dans son laboratoire de la Faculté de Médecine de Montpellier.

4°) Etude biométrique.

J'ai mené cette étude sur des imagos puisque l'obtention d'une population larvaire de même stades est impossible.

Trois cent vingt mantes, réparties de la façon suivante, ont été mesurées sous anesthésie par l'anhydride carbonique :

188 brunes : 60 mâles et 128 femelles

132 vertes : 60 mâles et 72 femelles

Les paramètres utilisés sont : la largeur et la longueur, du prothorax, du mésothorax, du métathorax, des ailes, de l'abdomen, des pattes ravisseuses gauche et droite, des pattes méso et métathoraciques ; la longueur comprise entre le col et l'insertion des pattes ravisseuses, les droites et la médiane du triangle déterminé par les yeux et la pointe du museau, ainsi que la longueur totale de l'insecte.

Comme il serait fastidieux d'énumérer ici tous les résultats, seules sont reportées dans le tableau ci-après les valeurs du paramètre le plus représentatif (la longueur totale de l'imago) c'est-à-dire les moyennes, les variances, les écart-types et les histogrammes (figure 14).

Résultats de l'étude biométrique de Mantis religiosa

	verts	bruns	vertes	brunes
Nombre d'individus	60	60	72	128
Moyenne des longueurs totales (mm)	52,9	52,7	63,4	62,8
Variance	33,00	32,80	25,01	24,92
Ecart-type	5,2	5,2	5,0	Ca 5

Les valeurs obtenues à partir de mesures effectuées sur des animaux verts et bruns adultes et traduites sous forme d'histogrammes, montrent des courbes en cloches sans aucune dépression (figure 14). Le calcul de la variance et des écart-types, propres à chaque série de mesures, prouve que ces valeurs sont équivalentes, que l'on s'adresse à des formes morphologiquement vertes ou brunes. S'il y a génotype différent entre les formes vertes et brunes, il ne peut se situer qu'au niveau de la pigmentation. L'étude biologique ultérieure apportera la réponse décisive.

II. ECOLOGIE DES VARIATIONS PIGMENTAIRES -

Il fallait également examiner avec la plus grande attention le comportement pigmentaire de la mante dans son milieu naturel. Pour cela sept départements méditerranéens ont été systématiquement visités, les principales stations notées, et des relevés régulièrement effectués. Ces départements sont : les Pyrénées Orientales jusqu'à la frontière espagnole, l'Aude, l'Hérault, le Gard, les Bouches-du-Rhône, et la majeure partie de l'Ariège et de la Drôme.

Du point de vue climatologique, les écologistes y distinguent trois zones (SANSON J. 1953) : (figure 15).

I) La bordure côtière, comprenant également les bords intérieurs des étangs de Leucâte - Port-la-Nouvelle, et Berre, avec ses sols humides et marécageux, le plus souvent incultes et recouverts d'une végétation typique d'halophytes atteints par les embruns salés.

II) La plaine, avec ses vignes et ses formations végétales naturelles à base d'espèces arbustives xérophi les odorantes (garrigues, maquis). Cette deuxième zone n'est jamais distante de plus de 35 km de la mer. Elle est caractérisée par une sécheresse estivale prononcée.

III) Les garrigues centrales, à végétation arborescente plus importante que celle de la plaine, et les régions de moyenne altitude (jusqu'à 700 m) plus humides l'été, et plus froides l'hiver, que les zones précédemment citées.

Les stations ayant servi à cette analyse (1) sont :

Dans la zone I, les alentours de St Cyprien et St Laurent de la Salanque (P.O.) - Port-la-Nouvelle (Aude) Valras et Palavas (Hérault) - Le Grau-du-Roi (Gard) - Port St Louis (Bouches du Rhône).

Dans la zone II, les environs de Banyuls et Rivesaltes (Pyrénées Orientales) - Montpellier - Celleneuve, les garrigues de la Gardiole et de la Magdeleine (Hérault) - Arles (Bouches du Rhône).

Dans la zone III, les alentours d'Amélie-les-Bains (Pyrénées Orientales) de Capestang et de Lodève (Hérault) - de St-Hippolite-du-Fort et de la Grand-Combe (Gard) - d'Ax-les-Thermes (Ariège et du Crest (Drôme).

La codification des colorations des sols établie selon MUNSELL est rapportée dans le tableau 4 ci-après.

Les résultats de cette étude permettent les conclusions suivantes :

1°) les mantres vertes et brunes se trouvent préférentiellement dans des biotopes où la durée d'insolation est forte (durée moyenne annuelle de 3098 heures).

2°) les mantres sont concentrées dans des stations restreintes : ainsi on en trouve plusieurs dans un rayon de 50 m² et il y a des "aires" à mantres qui sont stables d'une année à l'autre.

D'autre part l'analyse statistique (tableaux 5, 6 et 7)

(1) de nombreuses autres stations ont été visitées, mais moins régulièrement que les précédentes, en particulier une importante station a été découverte à 1000 m. d'altitude dans la région d'EVOLS (Pyrénées Orientales). Il est cependant bon de signaler qu'elle jouit d'un micro-climat favorisant l'épanouissement d'une flore habituellement rencontrée en zones I et II.

prouve ensuite que :

1°) les mantes vertes et brunes se côtoient depuis les écotopes marécageux des bords de mer (Zône I) jusqu'aux régions de moyennes altitudes (Zône III).

2°) Le pourcentage des mantes vertes est toujours supérieur à celui des mantes brunes et diffère assez peu dans les trois zones aux mêmes époques.

De ce fait le pourcentage de mantes vertes est-il très élevé durant les mois de mai (Zône I et II seulement, dans la zone III l'éclosion n'a pas encore eu lieu), juin et début juillet. (75 à 80 %). Il diminue de mi-juillet à fin août jusqu'à 65 % pour augmenter à nouveau dès les premiers jours de septembre. Il est stable d'une année à l'autre.

En conclusion on peut dire que l'étude écologique de la mante, réalisée sur une grande surface, et avec un nombre statistiquement correct de stations et de relevés, permet de voir qu'il n'existe dans la nature aucun rapport direct d'homochromie entre la pigmentation générale de l'animal et la couleur du substrat de son biotope : nous rencontrons les individus de couleurs brune rousse ou verte aussi bien sur des sols rouges méditerranéens (DUCHAUFOR 1965) que sur les sols halomorphes (gris brunâtre) ; aussi bien dans les prés salés verdoyants que sur les pelouses mésophiles à Brachipodium phoenicoïdes (BRAUN BLANQUET et al. 1952) bruns-jaunâtre.

Par contre les conditions climatiques générales, particulières à chaque période de la vie de l'insecte, et non à chaque

zône climatique, semblent d'une grande importance. La dispersion des deux grands types de pigmentations verte et brune, suggère en outre le rôle capital des conditions micro-climatiques au moment de la mue.

III. DETERMINISME BIOLOGIQUE DES CHANGEMENTS DE PIGMENTATIONS -

Après ces études préliminaires une expérimentation sérieuse, définissant in vivo le rôle de l'irradiation lumineuse dans le virage pigmentaire, peut être entreprise.

Les premières expériences vont cependant être consacrées à une ultime vérification des résultats fournis par l'étude écologique des variations de coloration qui ont infirmé l'hypothèse d'un phénomène d'homochromie.

Les conditions de la pigmentogénèse sont ensuite examinées chez des :

- 1° - insectes hybrides de parents croisés verts-bruns.
- 2° - insectes issus de parents de même couleur.
- 3° - insectes isolés par la vision.
- 4° - insectes pouvant s'apercevoir à travers les parois de verre.

J'effectue ensuite l'analyse de l'influence de chacun des facteurs définis dans l'étude précédente (température, humidité et éclairage) pour mettre en évidence le rôle prépondérant, "nécessaire et suffisant" de chacune des composantes de l'irradiation lumineuse, dans le déterminisme biologique des changements de coloration de Mantis religiosa.

1°) Etude de la pigmentation de *Mantis religiosa* en fonction de la coloration du substrat (PASSAMA-VUILLAUME. 1962 a - 1965 b)

Influence de l'environnement brun sur le brunissement et le verdissement des larves.

L'expérimentation est réalisée avec trois lots de trente larves. Chacune des larves de ces lots est placée dans un bocal de verre d'un litre, entièrement tapissé de brun.

- le premier lot se compose de larves nouvellement écloses
- le deuxième, de larves vertes de 4ème stade (L : 30 mm.)
- le troisième, de larves brunes, également de 4ème stade (L : 30 mm).

Emplacement de l'expérience	: verrière orientée S-SE
Durée de l'expérience	: 3 mois (15 juin - 15 septembre)
Photopériode	: naturelle
Intensités lumineuses solaires extrêmes, relevées à l'intérieur des bocalux	: 4000 lux à 6 heures et : 19 heures. : 10.000 lux à 13 heures
Températures extrêmes (à l'intérieur des bocalux)	: 12°C. la nuit, 42° C. à 13 heures
Humidités relatives extrêmes (à l'intérieur des bocalux)	(1): 80 % la nuit, 30 % à 13 heures

Résultats

- dans le premier lot on n'obtient que des mantes brunes tout au long de l'expérimentation.

(1) Les températures et humidités relatives ont été enregistrées au moyen des appareils de RICHARDS. L'hygrométrie intérieure des bocalux a été mesurée au moyen de l'hygromètre GOILLOT. Les valeurs moyennes de ces deux paramètres sont en réalité situées entre celles des tableaux : ceux-ci représentant seulement les valeurs extrêmes données par l'appareil.

- dans le deuxième lot, après 29 jours d'expérimentation, les larves vertes sont toutes devenues brunes. Ce résultat reste inchangé jusqu'à la fin de l'expérimentation.
- Le troisième lot demeure composé exclusivement d'individus bruns pendant toute la durée de l'expérience.

Influence de l'environnement vert et neutre sur la pigmentation de Mantis religiosa.

J'ai effectué deux autres séries d'expériences dans les mêmes conditions (nombre de larves, températures et humidités relatives etc, etc.) mais en ayant entouré des bocaux avec du papier adhésif vert, et d'autres, avec du papier cristal.

Les résultats obtenus dans ces deux cas sont rigoureusement identiques à ceux de la première expérience.

Conclusions -

La pigmentation de Mantis religiosa n'est pas le résultat d'un phénomène d'homochromie découlant directement de la coloration du substrat ou du biotope : dans les conditions de température, d'hygrométrie et d'illumination décrites, les larves vertes deviennent brunes, quelle que soit la couleur qui les environne ; les larves brunes restent brunes, même dans un milieu vert ou blanc.

Cette pigmentation n'est pas non plus en relation avec un effet de groupe puisque les mantes demeurent brunes ou perdent la pigmentation verte avec, ou sans, vision réciproque.

2°) Exposé des conditions de la pigmentogénèse verte et brune.

(PASSAMA-VUILLAUME. 1965 b)

Conditions de brunissement.

Quatre lots de 25 larves chacun servent à cette série d'expériences. Chaque larve est placée dans un bocal de verre de un litre.

- le premier lot se compose de larves nouvellement écloses et issues de parents bruns depuis deux générations.
- le deuxième lot, de larves nouvellement écloses et provenant de parents verts depuis deux générations.
- le troisième lot, de larves nouvellement écloses et dont les parents (verts et bruns) ont été croisés, depuis deux générations.
- le quatrième lot, de larves vertes de troisième stade (L : 22 mm).

Emplacement de l'expérience	: serre orientée S-SE
Durée de l'expérience	: 2 mois (juillet-août)
Photopériode	: naturelle
Intensités lumineuses extrêmes relevées à l'intérieur des bocaux	: 5000 lux à 6 heures et 19 heures, 15.000 lux à 13 heures.
Températures extrêmes (à l'intérieur des bocaux)	: 15° C. la nuit, 42° C. à 13 heures
Humidités relatives extrêmes (à l'intérieur des bocaux)	: 85 % la nuit, 28 % à 13 heures.

Résultats

Aucune des larves des trois premiers lots ne prend de teinte bien définie avant le troisième stade. Dans les conditions de l'expérimentation, elles deviennent brunes.

Après 10 jours, 80 % des larves du quatrième lot ont pris la pigmentation brune, qu'elles aient ou non mué. Au bout de quatorze jours toutes les larves de ce dernier lot sont brunes.

Si l'on poursuit l'expérience après le brunissement des larves, toujours dans les mêmes conditions, on constate que la pigmentation continue d'évoluer, toujours indépendamment du moment de la mue : ainsi la pigmentation brune s'intensifie-t-elle d'abord vers les brun-rouge et les violine; ensuite les tons de "rouge" diminuent d'intensité et les colorations qui apparaissent sont des brun-orangé, des bronze, des brun-beige; enfin les téguments de l'insecte se décolorent peu à peu en jaune pâle (on rencontre ces formes décolorées dès la fin du mois de septembre dans la nature). Dans les conditions de l'expérimentation, 10 % des insectes ont achevé leur virage pigmentaire au bout de 21 jours, 85 % en 45 jours et 100 % après 60 jours.

Conclusions -

La pigmentation "brune" apparaît dès le troisième stade, et dans les conditions de l'expérience il ne semble pas y avoir comme chez le phasme, de prédétermination parentale non génétique (RAABE 1961 a) influençant l'apparition des différentes colorations brunes.

La pigmentation brune de Mantis religiosa évolue dans le

temps et dans les conditions définies ci-dessus, d'abord vers les teintes rougeâtres pour s'atténuer ensuite dans les bruns et s'arrêter enfin à un stade quasi décoloré.

Conditions du verdissement.

Ière expérience -

La première expérience est effectuée sur 5 lots de 30 larves de Mantis écloses dans les conditions ci-dessous. Chaque larve vit dans un cylindre de matière plastique appelée rhodoïde, de 10 cm. de diamètre et 22 cm. de hauteur, renfermant du blé levé en pot, et constamment humidifié. (voir figure 18). Le cylindre est clos par un couvercle en métal, percé de deux trous de 1 mm de diamètre. Ce montage possède en outre dans le quatrième lot, un deuxième cylindre en papier cristal autour du rhodoïde.

- Le premier lot est constitué de larves issues de parents bruns depuis deux générations.
- le deuxième lot, de larves dont les parents étaient verts depuis deux générations.
- le troisième lot, de larves provenant de parents croisés, vert-brun, depuis deux générations.
- Le quatrième lot, de larves sans vision réciproque.
- le cinquième lot, de larves brun-roux intense de quatrième stade (L : 30 mm).

Emplacement de l'expérience	: verrière orientée S-SE
Durée de l'expérimentation	: 3 mois (juillet-septembre)
Photopériode	: naturelle
Intensités lumineuses extrêmes relevées à l'intérieur du cylindre	: 20 lux à 6 heures et 19 heures, 250 lux à 13 heures.
Températures extrêmes (à l'intérieur du cylindre)	: 14° C. à 6 heures et 19 heures, 32° C. à 13 heures.
Humidités relatives extrêmes (à l'intérieur du cylindre)	: 85 % la nuit, 65 % à 13 heures.

2ème expérience -

L'expérimentation porte sur un lot de 30 Sphodromantis viridis, écloses dans les conditions déjà décrites pour Mantis.

Résultats des expériences I et 2.

On observe seulement l'apparition de la pigmentation verte chez Mantis religiosa, Sphodromantis viridis.

Mais alors que les larves de Sphodromantis se colorent en vert dès la sortie de leur première exuvie, les larves de Mantis gardent une coloration indéfinie jusqu'à la troisième mue (1). A ce moment là (c'est-à-dire au moins 20 jours après l'éclosion) elles peuvent prendre à leur tour la pigmentation verte.

Les larves brun-roux intense du cinquième lot prennent la pigmentation verte au moment de la cinquième mue, à condition que celle-ci ait lieu 48 heures au moins après la mise en expérience. Dans le cas contraire elles deviennent vertes à la sixième mue.

(1) Chez Locusta migratoria le verdissement peut se produire à partir du 2ème stade et ce, dans des conditions d'ailleurs très différentes.

Conclusions -

Dans les conditions de l'expérience, les larves des deux espèces d'orthoptères précitées, développent la pigmentation verte au moment de la mue (dès la première pour Sphodromantis, à la troisième pour Mantis) ou bien à la mue qui suit le début de l'expérimentation pour les larves déjà pigmentées en brun).

La pigmentation verte (tout comme la pigmentation brune) de Mantis religiosa se révèle indépendante d'un effet de groupe résultant de la vision des autres individus, et d'une prédétermination parentale non génétique de la pigmentation, puisque toutes les larves, qu'elles soient "isolées" par la vision ou issues de parents verts, bruns, ou croisés, deviennent vertes suivant les mêmes normes.

En résumé : le brunissement des larves de Mantis religiosa, est obtenu aussi bien dans des conditions de forte humidité relative (85 %) que de sécheresse excessive (28 %) ; dans des domaines de températures voisins de 15° C. ou de 42°C., et sous des intensités lumineuses variant de 5000 à 15.000 lux.

Le verdissement est réalisé avec une humidité relative élevée (65 à 85 %), des températures basses (14°C.) ou élevées (32°C.) et des intensités lumineuses faibles (20 à 250 lux).

3°) Analyse des conditions d'apparition du pigment vert et brun.

JOVANCIC^V a montré (1960), que les mantes verdissent et brunissent dans des conditions bien déterminées :

"Le verdissement a lieu lorsque la température ne s'élève pas au-dessus de 30°C., lorsque l'humidité est supérieure à 60 % et sous une illumination solaire moyenne.

Le brunissement s'effectue quand la température prend une valeur supérieure à 30° C. et l'humidité une valeur inférieure à 40 %, sous une insolation moyenne".

Il importe donc de comparer avec le maximum de rigueur, mes propres conditions expérimentales avec celles établies par ce chercheur. Un certain nombre d'expériences est monté dans des pièces expérimentales, avec des lots de larves comprenant au moins trente individus. Les résultats sont analysés au bout de trois mois.

Expérience 1

Photopériode	: 15 heures
Intensités lumineuses extrêmes relevées dans le bocal de verre	: 3.000 lux à 8 heures, et à 19 heures, 15.000 lux à 13 heures.
Températures extrêmes (à l'intérieur du bocal de verre)	: 12°C. la nuit et 20°C. à 13 heures.
Humidités relatives extrêmes (à l'intérieur du bocal de verre)	: 80 % la nuit, 50 % à 13 heures

Expérience 2

Eclairement continu artificiel	
Intensité lumineuse	: 60 à 100 lux
Température constante	: 30° C + ou - 2°C.
Humidité relative constante	: 70 à 80 %

Dans ces deux cas toutes les larves, élevées dès leur éclosion dans les conditions précitées se pigmentent en brun.

Expérience 3

Les conditions sont les mêmes que dans l'expérience 2, mais avec une intensité lumineuse de 1 à 2 lux.

A la mue qui suit le début de l'expérimentation 85 % des larves deviennent vertes.

Expérience 4

On opère dans l'obscurité totale, sauf pendant un quart d'heure tous les trois jours afin de permettre aux insectes de se nourrir.

Températures extrêmes (à : 25° C. la nuit, 37° C. à
l'intérieur du bocal) 13 heures

Humidités relatives extrê- : 70 % la nuit, 35 % à 13
mes (à l'intérieur du bocal) : heures

Les larves vertes restent vertes, les larves brunes prennent des pigmentations roux-violet (très intense).

Si l'on examine les expériences 1 et 2, on constate que pour des températures de 12° C., 20° C. et 30° C. et des taux d'humidité relative de 50 - 80 % et 70-80 %, il y a apparition du pigment brun.

Contrairement à ce qui est décrit par JOVANCIC^V, des valeurs basses ou moyennes de la température, et de forts pourcentages d'hygrométrie, n'induisent pas obligatoirement l'apparition du pigment vert.

Par contre, dans l'expérience 3, alors que les conditions de température et d'humidité relative sont similaires aux précédentes, on voit se former la pigmentation verte.

Dans la quatrième expérience, on remarque que des températures élevées et des humidités relatives basses n'amènent pas forcément le brunissement : en effet les larves vertes demeurent vertes.

Considérons maintenant, d'une part les expériences I et 2 (et celles définies dans "Conditions de brunissement") et, d'autre part, les expériences 3 et 4 (et celles décrites dans "Conditions du verdissement"). Le seul facteur qui les différencie réellement est le facteur "LUMIERE" : les mantes des groupes I et 2 sont soumises à un éclairage de 60 lux en lumière continue et à un éclairage de 15.000 lux en photo-période naturelle ; celles des groupes 3 et 4 sont élevées, soit à l'obscurité totale, soit sous une intensité inférieure, ou égale, à 250 lux en photopériode naturelle.

La confrontation de tous ces résultats me permet de dire que c'est bien l'"IRRADIATION LUMINEUSE" qui amène "in vivo" comme elle le faisait déjà "in vitro", la perte de la pigmentation verte, et l'apparition de la pigmentation "brune". (PASSAMA-VUILLAUME 1965 b).

Trois facteurs composent l'irradiation lumineuse : la durée, l'intensité et la qualité des radiations ; quel est leur rôle respectif dans la pigmentatogénèse de Mantis ?

4°) Etude du rôle de l'IRRADIATION LUMINEUSE dans le virage pigmentaire (PASSAMA-VUILLAUME. 1965 b).

Les expériences précédentes permettent de penser que "durée" et "intensité" seraient des facteurs complémentaires, puisque, dans les mêmes conditions de température et d'hygrométrie, les résultats sont identiques pour une intensité de 15.000 lux en présence d'une photopériode de 15 heures, ou pour une intensité de 60 lux en lumière continue.

Quel rôle revient à la "QUALITE" des radiations ?

Description des techniques employées :

- Sources lumineuses

Deux ensembles lumineux sont réalisés :

Le premier ou BLOC "chaud" produit des radiations de grandes longueurs d'ondes du spectre visible (600 à 760 m μ) et de la partie proche du spectre infra rouge. La température de couleur de l'ensemble est de 3200° KELVIN. Il est constitué par un parallélépipède de 1,10 m³ (longueur 1,10 m ; hauteur 1,20 m, et profondeur 0,90 m). Sur l'une de ses faces de 0,99 m² est appliqué un cadre supportant 6 lampes M.L. Philipps 575.10 G/97 - 500 W - 230 V. Un ventilateur règle la température ambiante de façon à ce qu'elle ne soit, au niveau des bocaux, que de 26° C.

Le deuxième ou BLOC "froid" fournit des radiations de courtes longueurs d'onde du spectre visible (400 à 600 m μ) (dont la température de couleur est de 4500° KELVIN), et des radiations ultra-violettes, non germicides (les radiations inférieures à 300 m μ sont coupées grâce à une plaque de verre de trois millimètres d'épaisseur). Les deux types de radiations (visibles et ultra-violettes) peuvent fonctionner simultanément ou séparément. C'est un parallélépipède de 1,80 m³ (longueur 1,60 m - hauteur 1,15 m et profondeur 1,00 m). Sur sa surface (1,6 m²) est posé un cadre C.I.S./I5 T.F. 120 B.D. et 43 Inc 15 W) supportant 15 tubes fluorescents ATLAS (T.F. 120 D.F., 1500 mm), 34 lampes à incandescences ATLAS (spéciales, modèle réduit 15 W - 260 V.), et 3 lampes germicides Philips (T.G. 30,900 mm) corrigées par une lame de verre.

Les deux ensembles sont reliés à une horloge de contact FLASH (E.S. IT. M₂ 20 A). La photopériode est réglée à 14 heures

pour toute la durée de l'expérimentation.

Les expériences décrites ci-après ont été conduites simultanément. Le numéro qu'elles portent n'a donc qu'une valeur arbitraire.

-Matériaux employés et absorption.

Pour analyser correctement les réponses des animaux aux différents types de radiations proposées, il convient d'en connaître leur composition après franchissement des différents matériaux dont sont constituées les enceintes d'élevages. Leur analyse au spectrophotomètre (1) a donné les résultats reportés dans le tableau 11.

Expérimentation

(tableaux 8, 9, figures 16 et 18).

Suivant les expériences, différentes associations des systèmes précédemment décrits sont utilisées. La lumière que reçoit l'animal est ainsi parfaitement connue.

Expérience I

Chaque insecte est placé dans les conditions d'élevage normal (bocal de verre de 2,5 et 3 mm. d'épaisseur, garni de sable de Fontainebleau constamment humidifié, clos par un voile de tergal, et tapissé de branchages secs). Il reçoit une irradiation amenant le brunissement. (Voir étude du brunissement naturel). Quelle est la réponse pigmentaire de l'animal aux 3 types de radiations ?

BLOC CHAUD (3.200° K)

Au niveau préférentiel choisi par l'insecte et figurant sur la photo, les conditions sont les suivantes : température 29° C., hygrométrie 64 %, intensité lumineuse 5000 lux.

(1) Qu'il me soit permis de remercier Monsieur NGUYEN THAN attaché au Phytotron à Gif-sur-Yvette, qui a effectué ces mesures.

- La première série d'expériences est réalisée sur 20 larves brunes et 20 larves décolorées de troisième stade (L : 22 mm)

Résultats :

Dès les premiers jours une différence notable se fait sentir dans le comportement pigmentaire des individus : les mantes décolorées ne changent pas ; celles qui étaient de couleur brune prennent, en moins de 5 jours, une coloration intense rousse. Au cours des semaines, l'évolution pigmentaire des mantes rousses se poursuit jusqu'aux stades brun-rouge-violet, puis se stabilise à la teinte brun foncé. Les larves primitivement décolorées en restent à ce stade.

Au bout de 70 jours, les tons de brun sont toujours aussi intenses :

Sous le bloc rouge l'évolution pigmentaire des mantes brunes se trouve bloquée aux colorations intenses. Les larves décolorées ne remontent pas la gamme des colorations.

- Dans la deuxième série d'expériences, 30 larves nouvellement écloses sont placées dans les conditions définies ci-dessus.

Dès le troisième stade, au cours duquel les colorations se définissent, il y a apparition d'une pigmentation brun-rouge intense. L'expérience se poursuivant au-delà du stade adulte, permet de voir que les mantes mâles ou femelles ont une teinte brun-roux ou brun-rouge-violet ou brun foncé.

En aucun cas l'intensité de la coloration ne diminue au-dessous du stade brun foncé.

BLOC FROID (4.500° K.)

Au niveau occupé le plus souvent par l'animal, les conditions expérimentales sont les suivantes : Température 29° C., hygrométrie 66 % (sous le voile elle est de 30 %), intensité lumineuse 5000 lux.

1°) Les lampes germicides fournissant les radiations ultra-violettes ne sont pas allumées :

20 larves sont expérimentées dès leur troisième mue.

20 jours après elles sont toutes brun-roux. Au bout de 45 jours, leur pigmentation n'a pas varié de ton.

Les radiations visibles, de courtes longueurs d'onde, ne provoquent pas la formation d'une pigmentation brune aussi intense que les radiations rouge et infra-rouge mais elles ne sont pas la cause de la décoloration des mantes.

2°) Les lampes germicides sont allumées :

a) 30 larves de troisième stade (10 vertes, 10 décolorées, et 10 brun-foncé) sont placées sous le cadre lumineux (l'allumage des lampes germicides ne change pas les valeurs des conditions préalablement définies).

Résultats :

Les insectes décolorés restent décolorés.

Les insectes bruns deviennent roux en moins de 10 jours comme en absence de radiations ultra-violettes. Puis entre 20 et 55 jours ils se décolorent.

Les mantes vertes prennent la teinte rousse dans les quinze jours qui suivent le début de l'expérimentation. Ensuite, et dans le même temps que les précédentes, elles se décolorent.

b) 32 mantes venant d'éclore sont expérimentées parallèlement.

Résultats :

Durant les premières semaines elles prennent une teinte légèrement rosée mais le troisième stade ne laisse apparaître que

des formes décolorées qui ne remonteront plus l'échelle des teintes tout au long de l'expérience.

Le cycle biologique des mantes élevées sous l'un ou l'autre bloc a une durée normale comprise entre 60 et 80 jours.

Conclusions de l'Expérience I

Les expériences précédentes avaient mis en évidence l'action irréfutable de l'irradiation lumineuse sur l'apparition des pigmentations brunes des mantes. Cette expérience nous apprend que, pour une photopériode de 14 heures et une intensité lumineuse de 5000 lux, les teintes brunes intenses dépendent des radiations rouges et infra-rouges, tandis que les radiations ultra-violettes sont seules responsables de la décoloration des téguments de Mantis religiosa. Ce dernier phénomène est d'ailleurs plus lent que celui qui détermine la formation des colorations intenses. En outre, nous pouvons constater que les larves décolorées ne peuvent plus remonter la gamme des "bruns" même en présence de radiations rouge et infra-rouge.

Il n'y aurait donc pas de système enzymatique permettant la réduction des bilènediones et des bilènetétrols.

Expérience II

Elle a pour but d'étudier l'action individuelle des trois types de radiations (U.V., visibles, IR.) dans les conditions naturelles de verdissement.

Le montage est identique : cylindre de rhodoïde de 22 cm. de hauteur et de 10 cm. diamètre entourant du blé levé, et fermé

par un couvercle de métal.

BLOC CHAUD

Au voisinage du couvercle la température est de 30° C.
l'hygrométrie de 70 %, et l'intensité lumineuse de 1000 lux.

Au milieu de l'herbe, la température est de 32° C., l'hygrométrie de 80 % et l'intensité lumineuse de 20 lux. Ces deux niveaux sont ceux où les insectes se tiennent le plus souvent.

Les 20 larves de troisième stade utilisées sont brunes. Elles étaient précédemment élevées sous une température de 30° C., une hygrométrie de 50 à 60 % et une intensité lumineuse de 6000 lux.

Résultats :

3 larves muent 28 à 32 heures après le début de l'expérience et restent brun rouge.

4 larves muent le cinquième jour en prenant la pigmentation verte.

5 larves muent en vert au bout de dix jours.

les 8 dernières muent le quinzième jour en adoptant également la teinte verte.

Le dix-septième jour les 3 premières larves qui avaient mué moins de 48 heures après le début de l'expérimentation, accomplissent leur cinquième mue en se pigmentant à leur tour en vert.

Au bout de 70 jours les résultats demeurent inchangés : les larves restent vertes au cours des mues successives et également à l'état adulte.

BLOC FROID

Dans toutes les expériences qui vont suivre, les lampes germicides corrigées sont allumées.

- Sous le couvercle la température est de 27°C, l'hygrométrie de 80 % et l'intensité lumineuse de 800 lux.

- Au milieu de l'herbe, la température est de 30°C, l'humidité relative de 90 % et l'intensité lumineuse de 5 lux.

18 larves brunes de quatrième stade (28 à 30 mm.) sont placées dans les conditions définies ci-dessus.

Résultats :

1 larve mue trois jours après en adoptant la pigmentation verte.

4 larves muent le sixième jour également en vert.

3 muent au bout de dix jours et se pigmentent en vert.

Les 10 autres muent après 15 à 20 jours d'expérimentation et prennent la pigmentation verte.

Cette coloration verte est conservée au cours de mues suivantes et à l'état adulte.

Le cycle biologique des larves expérimentées a une durée normale de 61 à 81 jours.

Conclusions de l'Expérience N° II

Sous les deux blocs, la pigmentation verte apparaît au moment de la mue, (même si celle-ci se manifeste après 3 jours seulement d'expérimentation) sous le conditionnement expérimental suivant : une humidité élevée, une intensité lumineuse faible, (tous jours pour une photopériode de 14 heures), et une forte absorption des radiations émises par la correction, rhodoïde - vapeur d'eau. En effet, seules arrivent à l'intérieur de l'enceinte 35 % des radiations ultra-violettes, 50 % des radiations visibles et 10 % des

infra-rouges. Or ces radiations sont en outre arrêtées par la barrière herbeuse et les insectes ne reçoivent, en conséquence, que peu de lumière.

L'expérience réalisée en chambre noire nous a prouvé que la pigmentation verte est conservée à l'obscurité, mais ne peut s'y former.

Les expériences qui suivent ont été montées afin de savoir si son apparition est le résultat de l'action combinée d'une forte humidité relative et d'une faible valeur de l'irradiation, ou uniquement, de la faible valeur de l'irradiation.

Expérience III

Le cylindre de rhodoïde est ici emboîté sur un cylindre de métal percé en son centre et contenant un réservoir d'eau. Une mèche rigide en coton s'humidifiant constamment par capillarité s'épanouit à l'intérieur du rhodoïde. L'enceinte est toujours fermée par un couvercle de métal percé de 2 trous de 1 mm. de diamètre.

BLOC CHAUD

Au niveau de prédilection de l'insecte, la température est de 28° C., l'humidité relative de 80 % et l'intensité lumineuse de 5000 lux.

- Première série d'expérience : les 16 larves brunes de troisième stade présentent au bout de 60 jours les résultats suivants :

- aucune n'a pris la coloration verte
- elles sont toutes de couleur brun foncé,

- Deuxième série d'expérience : les 20 larves écloses et élevées dans les conditions ci-dessus ne montrent que des formes brunes ou rousses même après 60 jours d'expérimentation.

BLOC FROID

Au niveau préférentiel, la température est de 26° C., l'hygrométrie de 80 % et l'intensité lumineuse de 2000 lux.

- Première série d'expérience : On expérimente 10 larves brunes, 6 larves décolorées et 10 larves vertes, toutes de troisième stade.

Résultats :

a) concernant les mantes décolorées ou brunes au départ de l'expérience.

Les six individus décolorés prennent une teinte très légèrement verte à l'intermue.

A la première mue qui suit le début de l'expérience, les six larves qui étaient décolorées au départ, et trois brunes, deviennent vert assez pâle.

Les larves décolorées peuvent se pigmenter en vert.

Les neuf larves restent vertes pendant 22 jours, ensuite, sept sur neuf, prennent une teinte brune ; les deux autres changent à demi de couleur au moment de la quatrième mue : les tergites et sternites thoraciques, les sternites abdominaux, les têtes et les pattes ravisseuses deviennent brun pâle, les yeux et les tergites abdominaux restent verts.

Au bout de 60 jours les sept larves sont décolorées, de même que les parties brunes des deux dernières.

b) concernant les larves vertes en début d'expérimentation

Les 10 larves vertes traitées se comportent de la façon suivante :

- une, mue le dixième jour et reste à moitié colorée (suivant le procédé décrit ci-dessus). Après 45 jours elle est entièrement décolorée.

- les autres muent entre le dixième et le quinzième jour en brun-roux-clair.

Au bout de soixante jours elles sont entièrement décolorées.

- Deuxième série d'expérience : 20 larves éclosent dans les conditions de l'expérience.

Au cours de leur cycle il n'apparaît jamais de formes vertes ou brunes. Elles sont décolorées dès le troisième stade et le demeurent.

Le cycle biologique des larves de l'expérience III s'est un peu rallongé : 60 % des insectes mettent 88 jours à devenir adultes.

Expérience IV

Le cylindre de rhodoïde du montage précédent est entouré par du papier cristal afin de diminuer l'intensité lumineuse.

BLOC CHAUD

Au niveau préférentiel adopté par la mante, et qui est le même que dans l'expérience III, la température est toujours de 28° C., l'humidité relative de 80 %, mais l'intensité lumineuse

est ramenée à 2000 lux.

On opère sur 20 larves brunes de troisième stade et 20 larves nouvellement écloses.

Résultats :

Après 60 jours d'expérimentation les résultats sont identiques à ceux obtenus sous le même ensemble lumineux dans l'expérience précédente :

- Jamais il n'apparaît de coloration verte au cours de mues successives.
- La coloration brune des mantes ne décroît jamais au-dessous de l'intensité représentée par la coloration brune.

BLOC FROID

Les conditions de température et d'humidité relatives sont les mêmes que celles définies dans l'expérience III. L'intensité lumineuse n'est plus que de 600 lux.

- Première série d'expériences : Les 9 larves brunes de troisième stade, répondent de la façon suivante :

- Trois larves muent après 3 jours en prenant la coloration verte qu'elles gardent durant 30 à 35 jours ; puis elles brunissent pour donner enfin des adultes décolorés.

- Trois autres muent au bout de 10 à 15 jours d'expérimentation en se pigmentant en vert. Après 60 jours, seule l'intensité de la pigmentation verte a diminué et est stabilisée à un vert-pâle.

- Les 3 dernières se décolorent avec le temps.

9 larves décolorées de troisième stade, se comportent ainsi :

- Trois mantes muent entre 10 et 15 jours en vert et demeurent vert plus pâle même après 60 jours.

- Les six dernières ne verdissent pas au cours des mues successives, et restent à l'état dépigmenté.

9 larves vertes de troisième stade, brunissent en moins de 20 jours puis se décolorent en moins de 36 jours.

- Deuxième série d'expériences : 20 mantes éclosent dans les conditions ci-dessus.

Elles se décolorent dès le troisième stade, et ne prennent jamais la coloration verte.

La durée du cycle biologique des larves élevées dans les conditions de l'expérience IV est de 67 à 79 jours.

Expérience V =====

On ajoute cette fois-ci du papier d'aluminium autour du cylindre de rhodoïde du montage de base de l'expérience III.

Les valeurs de la température et de l'humidité relative sont conservées telles qu'elles sont décrites dans l'expérience III. Seule l'intensité lumineuse a été abaissée jusqu'à 250 lux au niveau préférentiel de l'animal (qu'il soit placé sous le bloc chaud ou froid).

BLOC CHAUD

26 larves de dernier stade larvaire, dont 16 de couleur brun-rouge et dix vertes, sont placées à l'intérieur des rhodoïdes.

Résultats :

Dès le cinquième jour la coloration générale palit. Le dixième jour l'intensité est brun-rose.

- Les deux premières mues ont eu lieu après 16 jours, avec une intermue réelle de 26 à 28 jours, et conduisent à deux adultes mâles verts.

- Quatre femelles muent en prenant également une coloration vert intense au bout de 25 jours, avec une intermue de 31 jours, ce qui amène la durée de leur cycle à 88 jours.

- Six femelles et quatre mâles muent en vert après 27 jours d'expérimentation, et une intermue de 35 jours (durée réelle de leur cycle 88 à 90 jours) pour les mâles et 28 jours pour les femelles (durée du cycle 90 à 92 jours).

Ces larves ayant pris la coloration verte, la conservent à l'état adulte. Leur intermue a une durée semblable à celle décrite ci-dessus.

BLOC FROID

10 larves décolorées de dernier stade larvaire et 10 vertes sont expérimentées.

- 4 femelles muent au bout de 21 jours en vert pâle après une intermue de 25 jours (durée de leur cycle 78 jours).

- 2 femelles deviennent vertes au bout de 22 jours après une intermue de 23 jours (cycle de 78 jours).

- 4 femelles et 2 mâles prennent également la pigmentation verte après 33 jours d'expérimentation. (cycle de 91 jours).

- 6 mâles et 2 femelles muent au bout de 34 jours en se pigmentant en vert. (cycle de 92 jours).

Ces larves devenues vertes demeurent vertes à l'état adulte. Leurs intermues ont également des valeurs comprises entre 25 et 32 jours. Aussi bien pour les animaux placés sous le bloc chaud que sous le bloc froid, c'est la dernière intermue

(c'est-à-dire la période durant laquelle l'expérience a été entreprise) qui est seule responsable de l'allongement de la durée des cycles biologiques. Durant ce temps d'expérimentation, il faut noter que l'activité des larves est très réduite, de même que leur appétit. La taille et le poids de l'adulte sont normaux.

Conclusions des Expériences III, IV, V.

Dans l'expérience III :

Sous le bloc chaud où l'intensité lumineuse est de 5000 lux on n'obtient jamais d'animaux verts.

Sous le bloc froid, où l'intensité lumineuse ne dépasse pas 2000 lux, il y a apparition de formes vertes. Mais seules, quelques mantes brunes (3 sur 9) et celles qui étaient décolorées au départ prennent cette coloration, mais ne la conservent pas plus de 22 jours.

Un fait important à noter : les larves décolorées, qui ne peuvent plus se repigmenter en brun ou brun-rouge, prennent facilement les colorations vertes mêmes intenses.

Les larves vertes, brunissent en moins de 15 jours puis se décolorent.

Les larves écloses dans les conditions de l'expérimentation sont toutes décolorées.

Dans l'expérience IV :

Les résultats sont identiques aux précédents, sous le bloc chaud.

Sous le bloc froid et ~~comme~~ dans l'expérience III, seules les formes brunes ou décolorées verdissent. Mais d'une part leur nombre augmente (6 larves brunes sur 9, et 3 décolorées sur 6, ont pris la pigmentation verte) et d'autre part, le temps de conservation de la pigmentation verte est fortement rallongé, puisqu'après 60 jours les mantres la possèdent encore. Or, température et humidité relatives sont les mêmes que dans l'expérience III. Seule l'intensité lumineuse est passée de 2000 lux à 600 lux. 600 lux, c'est une intensité encore trop forte pour que les larves vertes au départ conservent leur pigment.

Dans l'expérience V :

Avec la même température et le même taux d'humidité que dans les expériences ci-dessus, mais avec une intensité lumineuse qui n'est plus que de 250 lux, nous avons apparition ou conservation à 100 % de la pigmentation verte, aussi bien sous le bloc chaud que sous le bloc froid.

Quelle que soit la qualité de la lumière fournie, une intensité lumineuse de 250 lux, avec une photopériode de 14 heures est indispensable à l'obtention et à la conservation d'une population homogène verte à 100 %.

Mais quel est donc le rôle joué par l'humidité ?

Pour répondre à cette question, l'expérience VI a été réalisée.

Expérience VI
=====

Au montage de base de l'expérience précédente on retire la mèche humidé. On établit un courant d'air chaud et sec par l'intermédiaire de 100 trous répartis à la base du rhodoïde et 40 sur le couvercle de métal. L'intensité lumineuse de 250 lux est conservée, ainsi que la température de 28° C. L'hygrométrie durant la journée diminue jusqu'à 28 %. La nuit elle ne dépasse pas 50 %.

BLOC CHAUD

A partir de 10 larves brunes de dernier stade et 10 larves vertes, et après une intermue ne dépassant pas 26 jours, on obtient les résultats suivants :

1°) Larves brunes au départ :

- 6 larves sont devenues vertes entre le 22° et le 24° jour.

- 3 larves ont mal mué et sont mortes le 25° jour, après avoir pris une teinte vert très pâle

- 1 est restée brune.

2°) Larves vertes au départ :

Elles sont restées vertes mais l'intensité de la coloration a diminué.

BLOC FROID

Cette expérience porte sur 6 larves décolorées et 6 larves vertes.

Résultats : à la mue imaginale

Quatre des larves décolorées au départ deviennent vert pâle (22 jours d'expérimentation).

Les deux autres restent décolorées (28 jours d'expérimentation).

Les larves vertes en début d'expérimentation restent vertes, mais plus pâles.

Conclusions de l'Expérience VI

Même avec une hygrométrie très basse, les larves peuvent verdir. L'hygrométrie n'est donc pas un facteur essentiel dans le déterminisme d'apparition de la pigmentation verte.

Bilan des expériences de verdissement

(tableau 6 et 8)

Les facteurs, température et humidité relative, ont un rôle insignifiant dans l'apparition et la conservation du pigment vert. Cependant une hygrométrie forte ($\leq 80 \%$) ou faible ($\geq 30 \%$) liée à une intensité lumineuse très faible (250 lux au maximum) constituent des conditions trop défavorables qui aboutissent à un rallongement notable des intermues.

L'apparition et la conservation du pigment vert sont essentiellement conditionnées par la valeur de l'intensité lumineuse, et des radiations fournies.

- L'apparition de cette pigmentation peut se faire aux dépens des pigmentations brunes ou "décolorées" (donc primitivement élevées sous des radiations de forte intensité). Elle

nécessite seulement une chute brutale et importante de l'intensité lumineuse habituelle qui doit devenir inférieure à 2000 lux s'il n'y a pas de radiations R et IR , et à 600 lux si elles subsistent) (exp. IV).

- La conservation de la couleur verte ne peut se faire que lorsque l'intensité lumineuse ne dépasse pas 250 lux pour une photopériode de 14 heures. Il est intéressant de signaler que l'intensité lumineuse au ras de l'herbe dans une prairie de la zone III (voir p.63 à 13 heures ne dépasse jamais 200 lux .

5°) A quel niveau s'effectue la photoréception de l'irradiation lumineuse ?

Pour tenter de résoudre ce nouveau problème, les expériences suivantes ont été entreprises sur des larves vertes de troisième ou quatrième stade.

Chacun des insectes est placé dans un bocal de verre, de 500 cm³ et de 2,5 mm-d'épaisseur. Cette expérimentation a duré trois mois (juillet-août-septembre).

a) 22 mantes sont disposées dans une chambre obscure. (Elles sont cependant éclairées 1/4 d'heure tous les 3 jours par une lumière blanche de 500 lux pour leur permettre de saisir la nourriture). Elles représentent le groupe I :

Températures extrêmes relevées : 45°C à 13 h., 18°C la nuit

Humidité " " : 30 % " , 70 % "

b) 131 insectes sont directement exposés aux rayons solaires.

Intensité lumineuse extrême de : 15.000 lux à 13 h.

1.000 lux à 18 h. et 6 h.

Températures extrêmes : 45°C à 13 h., 18°C la nuit

Humidité " : 22 % à 13 h., 70 % "

Ces 131 larves sont réparties en 6 groupes :

Groupe 2 : Individus témoins non vernis (32)

" 3 : " dont le prothorax est verni (20)

" 4 : " dont le prothorax et les anneaux abdominaux
sont longitudinalement à demi vernis (20)

" 5 : " dont les anneaux abdominaux sont vernis (20)

" 6 : Larves qui ont la capsule céphalique entièrement vernie
(yeux et ocelles) (11)

" 7 : " qui ont les yeux vernis (28).

Résultats de l'expérience

On peut se demander si le vernissage a des effets nocifs
sur le métabolisme général de Mantis religiosa même pendant les
20 premiers jours ? (figure 17 a)

Comparaison entre les groupes I et 6

Le vernissage de la capsule céphalique augmente de façon importante la durée de l'intermue. En 5 jours 55 % des individus témoins ont mué ; après 17 jours d'expérimentation, toutes les larves ont mué. Dans tous les autres groupes, au bout de 20 jours il y a au moins 95 % de mues.

Dans le groupe 6, 70 % seulement des insectes ont mué en 20 jours. D'ailleurs ces animaux s'alimentent peu : le vernissage des ocelles provoque les troubles endocriniens connus.

Comparaison entre les groupes 7 et 6

Le vernissage des yeux ralentit moins le rythme des mues que celui de la capsule céphalique entière.

55 %	des larves	ont mué	après 10 jours	d'expérimentation
83 %			en 17	

Comparaison entre les groupes 1 - 7 et 6

L'obscurité totale semble avoir un rôle moins néfaste sur le métabolisme général que le vernissage de la capsule entière ou des yeux seuls. Ainsi 60 % des insectes vivant en chambre noire ont mué en 10 jours, 95 % en 17 jours.

Comparaison entre les groupes 1 - 2 - 3 - 4 et 5

On observe une légère augmentation de la durée des inter-mues pendant les 12 premiers jours dans les groupes 1, 3 et 5 par rapport aux individus témoins du groupe 2 ; mais dès le quinzième jour les résultats sont identiques à ceux du groupe 2.

Cependant les larves du groupe 4 (demi-prothorax et demi-anneaux abdominaux longitudinaux vernis) ont un cycle de mue excessivement ralenti durant les premiers 15 jours.

En conclusion, on peut dire que le vernissage du prothorax de l'abdomen ou des demi-prothorax perturbe moins le métabolisme général de l'insecte qu'un séjour à l'obscurité totale, même durant les

20 premiers jours.

Les résultats obtenus à partir des larves vertes de Mantis religiosa ainsi traitées peuvent donc être directement comparés à ceux présentés par les témoins entièrement irradiés.

Quels sont les résultats du vernissage sur le changement de coloration ? (figure 17 b, c, d).

Résultats globaux :

En 14 jours les 32 témoins irradiés ont perdu leur coloration verte au profit des différents tons de bruns et de roux. Chez les témoins élevés à l'obscurité (groupe 1) on a seulement 13 % des cas qui sont passés du vert au brun (ce pourcentage ne variera plus au cours du temps).

Dans les autres groupes, les pourcentages d'individus qui perdent leur coloration verte sont de : 45 % dans le groupe 7 (yeux vernis), 50 % dans les groupes 4 et 5, 52 % dans le groupe 3 et 45 % dans le groupe 6. (52 % est le pourcentage le plus élevé d'animaux ayant pris la pigmentation brune).

Ensuite il y a un ralentissement très net de la disparition du pigment vert dans les groupes 3, 4, 5, 6 et 7. Mais les groupes 4 et 6 offrent peu d'intérêt : les larves du groupe 4 présentent 88 % d'individus bruns dès le vingtième jour et celles du groupe 6 seulement 50 % après 30 jours d'expérimentation.

Changement de coloration par rapport au moment de la mue ou dans les 24 heures qui suivent la mue et avant le vingtième jour d'expérimentation. (durant ce temps les larves n'ont mué qu'une fois).

70 % des témoins irradiés changent de couleur dans ces conditions.

- 3% seulement des témoins élevés à l'obscurité (groupe 1)
- 28 % des larves aux yeux vernis (groupe 7)
- 35 % des larves aux demi-thorax vernis (groupe 4)
- 20 % des larves aux capsules céphaliques vernies (groupe 6).
- 15 % des larves aux prothorax entièrement vernis (groupe 3).
- 15 % des larves à l'abdomen verni (groupe 5).

Changement de coloration plus de 24 h. après la mue et avant le vingtième jour d'expérimentation.

- 30 % des témoins irradiés (groupe 2)
- 45 % des larves dont les yeux sont vernis (groupe 7)
- 30 % des larves du groupe 6 (capsule céphalique vernie)
- 55 % des larves à demi prothorax vernis (groupe 4)
- 55 % de celles des groupes 3 et 5 (prothorax et abdomen vernis)

On s'aperçoit que les larves vertes dont une partie est vernie prennent une coloration brune plus de 24 heures après la mue, alors que les témoins irradiés changent de couleur moins de 24 heures après la mue. Or, entre le moment où l'insecte se débarrasse de son exuvie et celui où je revernise la partie déterminée, plusieurs heures d'irradiation peuvent s'écouler. L'action de l'irradiation lumineuse semble être très importante au moment de la mue.

Evolution de la coloration des mantres restées vertes après 30 jours d'expérimentation.

Sont encore vertes :

- 10 %	dans le groupe	4
- 28 %	"	7
- 30 %	"	3
- 28 %	"	5
- 50 %	"	6

Le vernissage n'étant plus renouvelé depuis le trentième jour, les résultats obtenus au bout de 77 jours sont les suivants :

Aucun des groupes précédents n'atteint 100 % de brunissement. La courbe de changement de vert en brun en fonction du temps et du nombre de mues s'élève très doucement, devenant asymptote à la ligne d'ordonnées supérieures.

Conclusions

L'irradiation lumineuse responsable du déterminisme pigmentaire de Mantis religiosa n'agit pas exclusivement par réflexe visuel. En effet, si le vernissage des yeux composés ralentit la perte de la pigmentation verte dans des conditions optimales de brunissement, celui d'autres portions tégumentaires (ex : moitié longitudinale des tergites prothoraciques et abdominaux) conduit aux mêmes résultats. Cependant si l'on considère les résultats au bout de trente jours d'expérimentation, on constate que la proportion de virages au brun est différente selon le groupe expérimental : ainsi les insectes dont les tergites prothoraciques et abdominaux sont à demi vernis ont perdu leur pigmentation verte à 90 % ; à 78 % chez ceux qui ont les yeux vernis ; à 70 % seulement chez les larves dont les tergites prothoraciques ou abdominaux ont été vernis ; à 50 % chez celles qui ont eu la capsule céphalique vernie.

Ces résultats apportent donc l'ultime preuve de l'absence totale d'homochromie dans le phénomène de changement de coloration présentée par Mantis religiosa.

Il est en outre curieux de constater que l'ensemble des cellules tégumentaires et sensibles participe à la perte de la pigmentation verte au profit des pigmentations brunes sous l'effet de l'irradiation lumineuse : en effet seule l'obscurité totale préserve l'intégralité de la coloration tégumentaire verte, quant au vernissage partiel, il n'en permet même pas la conservation au niveau de ce vernissage.

Mais il est encore plus intéressant de constater que le vernissage pendant trente jours de l'une quelconque des zones précitées amène, lorsque le vernissage n'est plus renouvelé, une perte partielle de la sensibilité tégumentaire verte aux radiations : le seuil photorecepteur d'oxydation du chromoprotéide vert réparti dans l'hypoderme s'est donc considérablement modifié.

CONCLUSIONS GENERALES DU CHAPITRE III

1°) Tout d'abord, l'hypothèse d'un phénomène d'homochromie simple, en relation avec la couleur des substrats sur lesquels vivent les animaux, a définitivement été écartée.

2°) Les résultats de la deuxième partie montrent que :

- la coloration prise par les larves au cours de l'expérimentation est indépendante de la pigmentation des parents.

- il n'existe aucune différence dans la coloration (ou dans le temps mis pour son obtention) entre les animaux isolés par leur vision et ceux qui s'aperçoivent, à travers les parois des bocaux.

- la pigmentation verte de Mantis religiosa et celle de Sphodromantis apparaît seulement au moment de la mue. Mais, tandis que Sphodromantis peut prendre cette coloration dès la première exuviation, Mantis doit attendre la troisième. Cette pigmentation, vert intense, légèrement bleuté, chez les larves de 3ème et 4ème stade devient moins soutenue et plus jaune au fur et à mesure du vieillissement des mantes.

- la pigmentation brune, elle-même, ne se développe d'une façon nette qu'à partir du 3ème stade, mais cette fois-ci, indépendamment du moment de la mue. Elle s'étend dans toute une gamme de tons, plus riche encore que celle de la pigmentation verte.

En conséquence un imago peut brunir même s'il était vert au moment de la mue imaginale, mais la réciproque est impossible.

- la température et l'humidité ne jouent qu'un rôle minime dans les phénomènes d'apparition ou de disparition des deux pigmentations.

- la disparition de la pigmentation verte des larves ou des adultes au profit des différents tons de bruns est essentiellement fonction de l'IRRADIATION LUMINEUSE" (solaire ou artificielle) reçue par l'insecte.

L'étude systématique de l'action des trois composantes de l'irradiation - durée, intensité, qualité - révèle que :

1°) intensité, durée et qualité, même lorsque leur valeur globale est faible, ont toutes trois une action positive dans la perte de la pigmentation verte au profit des diverses pigmentations brunes.

2°) intensité et durée semblent être des facteurs complémentaires.

3°) le découpage du spectre solaire en radiations ultra-violettes, visibles de courtes longueurs d'ondes, visibles de grandes longueurs d'ondes et infra-rouges, a permis de montrer que ces trois types de radiations induisent la disparition de la pigmentation verte, et l'apparition de la brune.

Cependant les colorations brunes intenses n'apparaissent qu'en présence des radiations visibles jaunes et surtout des radiations rouges et infra-rouges (cf. "action des radiations (β p. 41)).

Sous les radiations ultra-violettes, les mantes se décolorent (ou ne se pigmentent pas si elles sont élevées dans ces conditions dès l'éclosion) (cf. "action des radiations β " p. 42).

4°) l'apparition de la pigmentation verte est déterminée par la chute brutale de l'intensité de l'un quelconque des trois types de radiations étudiés, que le taux de l'hygrométrie soit fort ou faible (inférieur à 30 %).

5°) la conservation de ce pigment dans les téguments nécessite une intensité lumineuse maximum voisine de 250 lux pour une photopériode de 14 heures (que l'humidité relative soit égale ou inférieure à 30 %).

Où se situe les photoréceptions ?

Des expériences de vernissage de différentes parties du corps de l'insecte il ressort que :

1°) la photoréception atteint toutes les cellules tégumentaires ou photo-sensibles.

2°) le vernissage d'une ou plusieurs zones chez un animal vert retarde, dans les conditions optimales de brunissement, la perte de la pigmentation verte, non seulement au niveau de la partie non exposée aux radiations lumineuses, mais de la totalité de la surface corporelle.

3°) on note enfin une diminution considérable de la sensibilité à l'irradiation brunissante lorsque les animaux verts récupèrent la totalité de leur surface photoréceptive après un vernissage prolongé de certaines parties de leur corps.

En résumé, l'apparition de la pigmentation verte (qui a lieu uniquement au moment de la mue) ou de la pigmentation brune qui a lieu à tout moment, de Mantis religiosa n'est pas en rapport direct avec la couleur du substrat, les pigmentations des ascendants, les valeurs de la température et de l'humidité relative.

La pigmentation dépend essentiellement de la valeur globale et de la composition qualitative de l'irradiation lumineuse que reçoivent les téguments, les yeux et les ocelles.

- La pigmentation verte apparaît lorsque l'action combinée des trois facteurs de l'irradiation au moment de la mue prend subitement une valeur plus faible, et ne se conserve que si cette valeur atteint un taux déterminé ou devient nulle.

- Les pigmentations brunes ou jaune pâle se forment lorsque la valeur globale de l'irradiation est forte. Elles sont brunes ou roux intense en présence des radiations visibles ou infra-rouges (ou après une injection de $2/3 \mu\text{Ci}$ de glycolle $1,2^{14}\text{C}$.) et jaune pâle sous l'action de la lumière ultra-violette (ou après une injection de $4/3 \mu\text{Ci}$ de glycolle $1,2^{14}\text{C}$).

CONCLUSIONS GENERALES ET DISCUSSION

Le sujet principal du présent travail a été l'étude chimique, biochimique et biologique des variations pigmentaires de Mantis religiosa. J'ai abordé de façon secondaire l'étude chimique et biochimique de la pigmentation d'autres Orthoptéroïdes

La pigmentation verte, tégumentaire et sanguine, de Mantis religiosa, Sphodromantis viridis et de Locusta migratoria, n'est pas due à une chlorophylle ou à la juxtaposition de deux chromoprotéïdes, l'un bleu et l'autre jaune comme le pensaient les auteurs précédents. Elle est constituée par des chromoprotéïdes dont le groupement prosthétique est la BILIVERDINE IX ¹.

Les différentes colorations brunes hypodermiques de ces insectes ne sont dues ni à des mélanines, ni à des ommochromes. Elles proviennent de l'oxydation de la biliverdine (avec rupture du complexe protéique chez Mantis et Sphodromantis) en pigments TETRAPYRROLIQUES bruns sous l'action de l'IRRADIATION LUMINEUSE.

Les chromoprotéïdes verts et les cuticules, filtrant une grande partie des radiations ultra-violettes et infra-rouges, jouent un rôle photoprotecteur, plus ou moins marqué suivant les espèces.

Les différentes pigmentations brunes ou vertes de Mantis ne sont pas en relation directe avec la coloration générale du biotope (homochromie comme chez Oedipoda coerulescens), ⁽¹⁾ ou avec des valeurs précises et limitantes de la température et de l'humidité (théorie du changement de coloration de Mantis selon JOVANCIC) auxquelles peut s'ajouter l'effet de groupe comme chez Locusta migratoria (ALBRECHT). Ces variations ne sont pas, non plus, liées à une influence parentale

(1) L'étude biologique des changements de couleur de cet insecte est actuellement effectuée par B. LEVITA. Nous étudions ensemble la nature chimique des divers pigments (PASSAMA-VUILLAUME, LEVITA, 1966 f).

non génétique de la coloration comme chez le phasme (RAABE). Il n'y a pas deux races différemment pigmentées, l'une verte et l'autre brune : les pigments verts et bruns dépendent essentiellement, in vivo, comme in vitro de l'irradiation lumineuse. Il est remarquable qu'aucun des insectes étudiés ne présente in vivo, le même processus de variations pigmentaires.

Chez Mantis, au-dessus d'un seuil déterminé de l'intensité lumineuse - 250 lux pour une photopériode de 14 heures - il y a rupture du complexe protéine-biliverdine et oxydation de cette dernière en pigments tétrapyrroliques libres, de colorations différentes selon le degré d'oxydation et la nature des radiations : par exemple brun-rouge, brun ou jaune. Ce processus d'oxydation conduit à des pigments tétrapyrroliques identiques à ceux obtenus dans l'oxydation de GMELIN. Les pigments tétrapyrroliques intensément colorés en brun-rouge-violet, ou brun-rouge, sont les moins oxydés. Ils se forment en présence des radiations rouges ou infra-rouges (ou par une injection de $2/3 \mu\text{Ci}$ de Glycocolle 1-2 ¹⁴C). Les pigments bruns apparaissent sous des radiations visibles bleu et jaune. Enfin les pigments tétrapyrroliques beige ou jaune (choléthéline) sont le résultat de l'action de radiations ultraviolettes (ou d'injection de $4/3 \mu\text{Ci}$ du même glycocolle).

L'oxydation du chromoprotéide vert est facile et rapide. Elle peut avoir lieu à tout moment du cycle biologique de l'insecte.

La réduction des pigments tétrapyrroliques oxydés en pigments tétrapyrroliques moins oxydés ou en biliverdine ne semble pas possible, in vitro, par les méthodes chimiques classiques. La réduction rapide, jusqu'au stade biliverdine s'effectue, in vitro, à partir de broyats cellulaires de téguments bruns, essorés sous vide puis rehydratés. In vivo, elle a lieu lorsque l'intensité lumineuse a une valeur inférieure ou égale à 250 lux (photopériode de 14 heures). Dans ces conditions, elle est indépendante de la nature des radiations, de la température et de l'humidité.

Les téguments des larves brunes, de même que ceux des larves décolorées
.../...

prennent, au fur et à mesure de l'exuviation la coloration verte.

Ces dernières observations semblent exclure la possibilité d'une synthèse totale, de novo, de la biliverdine. Par contre elles vont dans le sens d'une action enzymatique permettant, d'une part la réduction rapide au moment de la mue des pigments tétrapyrroliques bruns en biliverdine, d'autre part la formation du complexe protéique. Un processus semblable existe au niveau des réductions partielles des pigments bruns en brun-rouge ; par contre la réduction des produits jaunes en pigments brun-rouge n'apparaît jamais au cours des expériences.

Enfin l'étude de la biosynthèse des pigments tétrapyrroliques, qui n'avait été réalisée que chez les vertébrés, révèle que les deux insectes Mantis et Locusta effectuent la synthèse de leur biliverdine. Le glococolle est, comme chez les vertébrés, un précurseur de cette biosynthèse.

Les expériences de vernissage destinées à localiser le niveau de la photo-réception chez Mantis, montrent que le phénomène d'oxydo-réduction n'est pas exclusivement un phénomène physico-chimique comme les résultats précédents pourraient le faire penser. En effet l'existence d'un seuil et l'absence de localisation de la transformation mettent en évidence un processus biochimique en relation avec la quantité d'énergie lumineuse reçue.

De ce point de vue, un essai d'interprétation des résultats et des expériences de vernissage peut être tenté de la façon suivante : tout se passe comme s'il existait un seuil non pas pour chaque cellule prise isolément, mais pour l'animal entier ; une quantité d'énergie lumineuse "Q" reçue par l'insecte fera apparaître la pigmentation brune pourvue que cette énergie "Q" soit supérieure à ce seuil. Cependant les irradiations locales, si elles mènent à un brunissement généralisé, n'aboutissent à cette variation qu'avec un certain retard. Il semble que la quantité d'énergie "Q" soit plus difficilement atteinte pour une surface restreinte : il existerait donc

un rapport Q/S directement relié à la valeur du seuil.

Si les insectes bruns sont placés sous une faible irradiation (d'énergie " q " < " Q "), le retour au vert ne se fera qu'au moment de la mue : bien que l'énergie fournie soit alors inférieure à celle du seuil, la réduction des pigments tétrapyrroliques bruns ne peut avoir lieu de façon continue. L'animal a besoin de cette "révolution biologique" qu'est la mue pour effectuer cette transformation.

J'ai précédemment envisagé le rôle photoprotecteur des chromoprotéides. Cependant on ne peut exclure la possibilité d'un rôle de "filtre" sélectionnant les radiations lumineuses. Dans ce cas, la biliverdine serait plutôt un photosensibilisateur ne permettant le passage que de certaines longueurs d'ondes pour les besoins de réactions biologiques particulières. Les deux possibilités considérées - rôle photoprotecteur du chromoprotéide et rôle photosensibilisateur de la biliverdine - ne sont d'ailleurs pas incompatibles l'une avec l'autre. Le monde dans lequel nous sommes est tellement avide d'énergie, qu'un système combiné mettant en jeu les deux phénomènes ne serait pas étonnant.

Enfin, l'ensemble de mes résultats met en évidence l'existence d'une homochromie indirecte imparfaite. En effet une mante venant à muer dans une touffe épaisse de la garrigue sera verte ; si elle a subi une irradiation lumineuse intense sur une partie dénudée de la prairie, elle deviendra brune ; l'animal réagit aux conditions microclimatiques locales et momentanées, qui réalisent à cet endroit précis un micro-biotope différent du biotope général.

De nombreux problèmes restent encore à résoudre. Certains d'ordre chimique et biochimique comme l'homogénéité du chromoprotéide vert, la structure chimique de ce chromoprotéide, son rôle dans la radio-protection, la structure de la porphyrine qui est à l'origine de la biliverdine?.. d'autres, biologiques, physiologiques et biochimiques : par exemple d'autres insectes que les orthoptéroïdes possèdent-ils les mêmes pigments tétrapyrroliques tégumentaires?.. ; quel est le rôle de la biliverdine dans les téguments et l'hémolymphe, a-t-elle un rôle respiratoire comme
.../...

l'hémoglobine, existe-t-il un échange continuél entre la biliverdine tégumentaire et celle de l'hémolymphe, si cela était, avons-nous affaire à un cycle énergétique ?

EN RESUME : les variations pigmentaires de Mantis religiosa obéissent à un système biochimique d'oxydo-réduction de pigments tétrapyrroliques sous la dépendance de chacune des composantes de l'irradiation lumineuse.

"Mais le plein embrassement de la vérité,
"mes frères, nous est refusé ; et du reste
"il donnerait à notre âme une satisfaction
"moins vive que la recherche".

André GIDE (Journal).

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRECHT F.O. (1955) - La densité des populations et la croissance chez Schistocerca gregaria (Forsk.) et Nomadacris septemfasciata (Serv.) ; la mue d'ajustement. J. Agric. Bot. Appli. 2 p. 109-192.
- (1959) - Facteurs internes et fluctuations des effectifs chez Nomadacris septemfasciata (Serv.). Bull. Biol. 4 p. 414-461.
- (1962) - Some physiological and ecological aspects of Locust phases Trans. R. ent. Soc. London. 114 p. 335-375.
- (1964) - Etat hygro-métrique, coloration et résistance chez l'Imago de Locusta migratoria migratorioides (R et F) Experiencia. 20 p. 97-99.
- (1965) - La résistance au jeûne des imagos isolés et groupés chez Locusta migratoria migratorioides (R et F) XIIème Congr. int. Ent. Londres (1964) p. 391-392.
- (1965) - Influence du Groupement, de l'Etat hygrométrique et de la Photopériode sur la résistance au jeûne de Locusta migratoria migratorioides (R et F). Bull. Biol. France Belgique, tome 99, n° 3, p. 287-339.
- BARAC G. et BEAUMARIAGE M.L. - Action des rayons X sur la bilirubine. Soc. Belge Bioch. Réunion de Louvain (14 janvier 1961) p. 95-96.
- (1961) - Action des rayons X sur la bilirubine et la biliverdine en milieu protéique. Arch. Int. Pharmacodyn. CXXXI, I et 2, p. 239-241.
- (1964) - Effets des rayons X sur la biliverdine biliaire et la stercobiline. Arch. Int. Physiol. et de Bioch. 72, n° 3, p. 514-515.
- BECKER E. (1937) - Ueber das Ipteranpigment bei Insekten und die Färbung und Zeichnung von Vespa in besonderen. Z. Morph. Oekol. Tiere. 32, p. 672-751.
- (1939) - Über die Natur des Augenpigments von Ephesia kühniella und seinen Vergleich mit den Augenpigmenten anderer Insekten. Biol. Zbl. 59, p. 597-627.
- (1941-a) Ein Beitrag zur Kenntnis der Libellenpigmente. Biol. Zbl. 61, p. 588-602.
- (1941-b) Die Pigmente der Ommatidien und Ommatidien-gruppe eine neue Klasse von Naturfarbstoffen Naturwissenschaften. 29, p. 237-238.
- (1942) - Über Eigenschaften, Verbreitung und die genetisch - entwicklungsphysiologische Bedeutung der Pigmente der Ommatidien und Ommatidien-gruppe (Ommochrome) bei den Arthropoden. Z. indukt. Abstamm-u. Vererblehre. 80, p. 157-204.
- BECQUEREL H. et BRONGNIARD C. (1894) - La matière verte chez les Phyllis. C.R. Acad. Soc. 118, p. 1299-1303.
- BINGOLD K. (1941) - Erg. Inn. Med. 60, p. 1-71.

BINGOLD K. et STICH W. (1948) - Dtsch. Med. Wschr. 73, p. 501-506.

BINET L. (1954) - La Mante Religieuse. S.A.M. Les beaux livres. 120, p.

BOUTIER A. (1966) - Modifications des pigments (ommochromes et ptérides) en relation avec la mutation albinos chez Locusta migratoria. C.R. Acad. Sc. 262, p. 1480-1483.

BRAUN - BLANQUET J. et AL. (1952) - Les groupements végétaux de la France méditerranéenne (Prodrome des groupements végétaux de la France) C.N.R.S. 297, p. 16, planches hors texte.

BUGNION E. (1923) - Mantres et Empuses. Essais d'élevages. Eclosion des jeunes larves. Mém. Soc. Vaudoise des Sciences Naturelles. 5, p. 177-243.

BUTENANDT A., WEIDEL W. et BECKER E. (1940) - Kynurenin als Augenpigmentbildung auslösenden Augens bei Insekten. Naturwiss. 29, p. 63-64.

BUTENANDT A., SCHEIDT U., BIEKERT E. et KORNMAN P. (1954) - Isolierung von Xanthommatin, Rhodommatin und Ommatin C aus Schlüfsekreten von Vanessa urticae. Justus Liebig's Ann. chem. 586, p. 217-228.

BUTENANDT A., SCHEIDT U. et BIEKERT E. (1954) - Alkalischen und fermentativ Abbau von Xanthommatin und Rhodommatin. Justus Liebig's Ann. Chem. 586, p. 229-239
- Synthese des Xanthommatins. 588, p. 106-116.

BUTENANDT A., SCHEIDT U., BIEKERT E. et CROMARTIE R.J.T. (1954) - Konstitution des Xanthommatins. Justus Liebig's Ann. Chem. 590, p. 75-90.

BUTENANDT A., BIEKERT E. et NEUBERT G. (1955) - Xanthommatin, ein Augenfarbstoffe der Schmeissfliege Calliphora erythrocephala. Hoppe-Seylers Z. Physiol. Chem. 301, p. 109-114.

BUTENANDT A., BIEKERT E., et LINZEN B. (1958) - Isolierung und Charakterisierung von Omminen. Hoppe-Seylers Z. Physiol. Chem. 312, p. 227-236.

(1958) - Zur Verbreitung der Ommine im Tierreich, Id. 313, p. 251-258.

BUTENANDT A., NEUBERT U. et BAUMANN U. (1958) - Versuche zur Reindarstellung eines Ommins. Hoppe-Seylers Z. Physiol. Chem. 314, p. 15-21.

BUTENANDT A., GRÖSCHEL U., KARLSON P. et ZILLIG W. (1959) - Ueber N - acetyltyramin, seine Isolierung aus Bombyx puppen und seine chemischen und biologischen Eigenschaften. Arch. Biochem. Biophys. 83, p. 76-83.

BUTENANDT A., SCHAFER W. (1962) - Ommochromes Recent Progress in the Chemistry of Natural and Synthetic colouring Matters Ed. Gore, Joshi, Acad. Press New York and London. p. 12-33.

BURTT E. (1951) - The ability of adults grasshoppers to change colour on burnt ground. Proc. R. ent. Soc. London (A). 26, p. 45-48.

CHARBONNIER A., MENDIOROZ B.A., ALBANO O. (1962) - Influence de la bilirubine et d'autres pigments tétrapyrroliques sur les cinétiques hémolytiques des sels biliaires et de diverses substances tensio-actives. Ann. Biol. Clin. année XX, 1 et 2. Janvier-février, p. 59-74.

- CHAUVIN R. (1938) - La respiration du criquet pèlerin étudiée par la méthode graphique. C.R. Soc. Biol. PARIS. 128, p. 1065-1067.
- (1939) - Sur quelques différences pigmentaires entre les criquets pèlerins grégaires et solitaires. C.R. Soc. Biol. Paris. 132, p. 397-398.
- (1941) - Contribution à l'étude physiologique du criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires. Ann. Soc. ent. Fr. 110, p. 133-272.
- (1944) - La théorie de BECKER sur la nature de l'acridioxanthine. Bull. Soc. Zool. Fr. 69, p. 154-159.
- (1958) - L'action du groupement sur la croissance des grillons (Gryllus domesticus). J. ins. Physiol. 2, tome 248, p. 235-248.
- CHOPARD L. (1949) - Le mimétisme. Paris. Payot edit.
- CROMARTIE R.I.T. (1959) - Insect pigments. Ann. Rev. Entom. 4, p. 59-76.
- DETHIER V.G. (1963) - Physiology of insect senses. Methuen and Co. L.D.T. London.
- DUBOIS R. (1893) - Sur l'innervation réflexe chez la mante religieuse. Soc. Linéenne de Lyon. p. 205-207.
- (1929) - Sur les réflexes associés chez la mante religieuse. C.R. Soc. Biol. tome C. p. 160-162.
- DUCHAUFOR P. (1965) - Précis de pédologie, 2ème édition. p. 1 à 481, 78 fig., 23 planches hors texte. Masson et Co, Paris.
- DUSTMANN J.H. (1964) - Die redox Pigmente von Carausius morosus, und ihre bedeutung für D.F.N. Morphologischen Farbwechsel. Z. Vergl. Physiol. 49, p. 28-57.
- FABRE J.H. (1917) - Souvenirs entomologiques. Vol. 5, p. 309-368.
- (1920) - Mœurs des insectes. Paris. p. 56-83.
- FAURE J.C. (1932) - The phases of Locusts in South Africa. Bull. Ent. Res. 23, p. 293-424.
- FISCHER H., ORTH H. (1937) - Die chemie des Pyrrols. Akademische Verlagsgesellschaft Leipzig. II, 1.
- (1940) - II, 2.
- FISCHER H., DOBENECK H. (1947) - Fiat review of german Science. Biochemistry I, p. 129-139.
- FLORKIN M. et JEUNIAUX Ch. (1964) - Haemolymph : composition, the Physiology of Insecta, volume III. Edit. Morris Rockstein, Academic Press London, p. 147-148.
- FOX D.L. (1953) - Animal biochromes and structural colours. Cambridge. Univ. Press.

FUKUDA S. (1951) - Factors determining the production of the Non-diapause eggs in the Silkworm. Proc. Jap. Acad. 27, p. 582-586.

(1951) - The production of the diapause eggs by transplanting the sub-oesophageal ganglion in the Silkworm. Proc. Jap. Acad. 27, p. 672-677.

(1953) - Determination of Voltinism in the Univoltine Silkworm. Proc. Jap. Acad. 29, p. 381-384 -- Determination of Voltinism in the Multivoltine Silkworm. p. 385-388 et Alteration of Voltinism in the Silkworm Following Transection of Pupal Oesophageal Connectives. p. 389-391.

FUZEAU-BRAESCH S. (1957) - Sur les pigments oxydo-réducteurs de l'hypoderme des insectes. C.R. Acad. Sc. 244, p. 1274-1277.

(1957) - Fractionnement des pigments oxydo-réducteurs de l'hypoderme et des yeux d'un grillon. C.R. Acad. Sc. 245, p. 2401-2404.

(1960) - Etude biologique et biochimique de la pigmentation d'un insecte : Gryllus bimaculatus de Geer. Bull. Fr. Belge. p. 525-625.

GIERSBERG H. (1928) - Über den morphologischen und physiologischen Farbwechsel der Stabhenschrecke Dixippus morosus. Z. Vergl. Physiol. 7, p. 657-695.

GOODWIN T.W. et SRISUKH S. (1948) - The carotenoids in Locust integument. Nature. London, 161, p. 525-526.

(1949) - The biochemistry of Locusts. The carotenoids of the integument of two species (Locusta migratoria migratorioides R. et F. et Schistocerca gregaria Forsk). Biochem. J. 45, p. 263-267.

(1950) - Biochemistry of Locusts. Insectorubin : the redox pigment present in the integument and eyes of the Desert Locust (Schistocerca gregaria Forsk), the African Migratory Locust (Locusta migratoria migratorioides R. et F) and other insects. Biochem. J. 47, p. 554-562.

(1951) - Biochemistry of Locusts. The green pigment of the haemolymph and integument of solitary locusts (Locusta migratoria migratorioides R. et F. et Schistocerca gregaria Forsk). Biochem. J. 48, p. 199-203.

(1952) - The comparative Biochemistry of the carotenoids London. Chapman and Hall.

(1952) - The Biochemistry of Locust Pigmentation. Biol. Review. 27, p. 439-460.

GRASSE P.P. (1946) - Sociétés animales et effet de groupe. Experiencia, II, n°3, p. 77-116.

HACKMAN R.H. (1952) - Green pigments of the hemolymph of insectes. Arch. Biochem. Biophys. 41, p. 166-174.

(1956) - Changes in the free amino-acids of the blood of blowfly larvae at metamorphosis. Australian. J. Biol. Sci. 9, p. 400-405.

- HERTZ M. et IMMS A.D. (1933) - On the responses of Migratory Locust to different types of background. Proc. Roy. Soc. (B). 122, p. 281-297.
- HOWARD L.O. (1886) - The excessive voracity of the female Mantis. Science 8, p. 326.
- JAMES H.G. (1944) - Colour change in Mantis religiosa L.
The Canad. Entomol. LXXVI, 6, p. 113-116.
- JOLY L. (1960) - Fonctions des Cornes allata chez Locusta migratoria (L.).
Strasbourg. Imprimerie Dernières Nouvelles n° 194/E, 103 p.
- JOVANCIC L. (1960) - Génèse des pigments tégumentaires et leur rôle physiologique chez la mante religieuse et chez d'autres espèces animales. Thèse, Mus. Sci. Nat. Belgrade, 114 p.
- (1963) - Les caractères mimétiques au service de la protection contre les radiations solaires nocives chez certains insectes et chez d'autres espèces animales. XVI Internat. Congress Zool. Washington.
- JUNGE H. (1941) - Über grüne Insekten-farbstoffe. Hoppe Seyl. Z., 268, p. 179-186.
- KIKKAWA H., OGITA Z. et FUGITO S. (1954) - Studies on the pigments derived from tryptophane in insects. Proc. Jap. Acad., 30, p. 30-35.
- (1955) - Nature of Pigment derived from tyrosine and tryptophane in animals. Science, 121, p. 43-47.
- KIRUCHI G., KUMAR A., TALMADGE P., SHEMIN D. (1958) - The enzymatic Synthesis of the α -amino-levulinic-acid. J. Biol. Chem., 233, p. 1214-1219.
- KING L.R. (1931) - Chromosomes of three species of Mantidae. J. Morphol. 52, p. 525-533.
- KRUKENBERG C.F. (1882) - Über tierische Farbstoffe und deren physiologische Bedeutung. Vgl. Physiol. Studien II, Reihe 3.
- LASCELLES J. (1956) - The synthesis of Porphyrins and Bacteriochlorophyll by Cell suspensions of Rhodospirillum rubrum. Biochem. J., 62, p. 78-93.
- LEDERER E. et VOLKONSKY M. (1935) - Les caroténoides animaux. Actualités scientifiques et industrielles, 238 p. Paris, Hermann et Cie.
- LEMBERG R. et LEGGE J.W. (1949) - Hematin Compounds of bile pigments. Interscience. New York.
- LEVITA B. (1963) - Elevage au laboratoire d'un Acridien homochromique : Oedipoda coerulescens L. - Bull. Soc. Ent. Fr., 68, p. 56-60.
- (1963) - Reproduction au laboratoire des phénomènes d'homochromie chez un Acridien : Oedipoda coerulescens L. - Bull. Soc. Zool. Fr., 88, p. 354-355.
- (1966) - Mécanisme pigmentaire de l'homochromie chez Oedipoda coerulescens L. - C.R. Acad. Sc., 262, p. 1763-1765.

(1966) - Pigmentation et photosensibilité chez Oedipoda coerulescens L.
C.R. Acad. Sc., 262, p. 2496-2497.

LINZEN B. (1959) - Ueber neue Ommochrome aus Heuschrecken. 17ème Congrès International de Chimie pure et appliquée. Munich.

MAITLAND P. (1950) - Biogenetic origin of the pyrrole pigments. Quartely Review. 50 = 4, p. 45-68.

MUNSELL COLOR COMPANY (1954) - Codification de la coloration des sols.
Inc. Baltimore 2 Maryland, U.S.A.

NAGASAVA H.T. et GUTMAN H R. (1959) - The oxydation of o - Aminó phenols by cytochrome C and cytochrome oxydase. J. Biol. Chem., 234, p. 1593-1599.

NOMURA T. (1959) - Etude chromatographique de l'Ichtyoverdine, pigment des écailles de Cololabis saira Brewoort. C.R. Soc. Biol. 43, p. 873-877.

NOMURA T., GAUDEMER A., BARBIER M., TSUCHIYA Y. (1966) - Sur la structure chimique de l'ester diméthylrique de la biliverdine IX J. Bull. Soc. Chim. France, 6, p. 2111-2112.

OKAY S. (1946) - Contribution à l'étude du pigment vert chez les insectes. Nature 155, p. 90-106 - (1948) - Sur le pigment brun des orthoptères. Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara, I, p. 178 - (1953) - Formation of the green pigment and colour changes in Orthoptera. Bull. ent. Res. London., 44, p. 299-315.

PASSAMA-VUILLAUME M. (1961) - A propos du pigment des mantes vertes et brunes. C.R. Soc. Biol., Tome CLV n° 12, p. 2417-2418.

(1962) a - Sur le prétendu mimétisme des mantes religieuses. C.R. Acad. Sc., tome 255, p. 3059-3061.

(1962) b - Localisation et nature des pigments des mantes religieuses. C.R. Acad. Sc., tome 255, p. 3244-3246.

(1962) c - Accouplements entre mantes vertes et brunes. Naturalia Monspeliensa, série Zoologie fasc. III.

(1962) d - Contribution à l'étude des pigments de la mante religieuse. Naturalia Monspeliensa, série Zoologie fasc. III.

(1963) - Compte-rendu oral à la rencontre internationale de Biochimie de Strasbourg - Ommochromes chez les Mantes vertes et brunes

(1964) - Sur la pigmentation verte de Mantis religiosa. C.R. Acad. Sc., tome 258, p. 6549-6552.

(1965) a - Etude du pigment vert chez Locusta migratoria normal et albinos. Soc. Zool., tome XC, p. 485-493.

(1965) b - Etude de l'irradiation lumineuse, facteur essentiel du brunissement de Mantis religiosa. C.R. Acad. Sc., tome 261, p. 3683-3685.

(1966) a - Sur la pigmentation brune de trois orthoptères : Mantis religiosa, Sphodromantis viridis et Locusta migratoria. C.R. Acad. Sc., tome 262, p. 1597-1599.

(1966) b - Pigmentation et vision chez Mantis religiosa. Soc. Biol. section d'Orsay (sous presse).

(1966) c - Biliverdin IX α in some insects. Isolation, identification, sensitivity, to radiation, biosynthesis. Stockholm, the Chemistry of natural products. IUPAC.

(1966) d - Euechem conference, Varenna, septembre 1966.

PASSAMA-VUILLAUME M. et BARBIER M. (1966) e - Sur la biosynthèse de la biliverdine IX α par la mante Mantis religiosa et le criquet Locusta migratoria. C.R. Acad. Sc., 263, p. 924-925.

PASSAMA-VUILLAUME M. et LEVITA B. (1966) f - Sur les pigments tetrapyrroliques d'Oedipoda coerulescens L. C.R. Acad. Sc., 263, p. 1001-1003.

PASSAMA-VUILLAUME M. (1966) g - Anomalies morphologiques et mortalité chez les jeunes larves de Mantis religiosa. Bull. Soc. Zool. (sous presse).

PFIZER HANBOOK of MICROBIAL METABOLITES (1961) - Biosynthesis of tetrapyrrol
Mc Graw Hill Book Company, New York, p. 434-449.

PODIAPOLSKY P. (1907) - Ueber das grüne Pigment bei Locustiden. Zool. Anz. 31, p. 362-367.

POIRET A. (1874) - Sur la sensibilité des insectes précédée de quelques observations sur la Mante. Observations sur la physique, les Sciences naturelles, et sur les Arts, XXV, p. 334-345.

PORTIER P. (1919) - Explication physiologique de certains cas de cannibalisme. C.R. Soc. biol. Tome LXXXII, p. 20-22.

PRZIBRAM H. (1907) - Aufzucht, Farbwechsel, und Regeneration unserer europäischen Gottesanberin Mantis religiosa. Arch. Ent. W. Mech. 23, p. 600-614.

PRZIBRAM H. (1907) - Elevage, changement de couleur et régénération de notre mante religieuse européenne (Mantis religiosa). Arch. für Entwicklung Mechanischer Organismen, vol. XXVIII, p. 562-628.

(1935) - Wadkstum von Anhägen an verwandelten Fangenschrecken. Biol. Gen. II, p. 189.

PRZIBRAM H. et LEDERER E. (1933) - Das Tiergrün der Heuschrecken als Mischung aus Farbstoffen. Anz. Akad. Wiss. Wien Math. Natur. Klasse, 70, p. 163-165.

RAABE M. (1961) a - Mise en évidence d'une influence parentale non génétique dans le déterminisme de la coloration chez le phasme Carausius morosus. C.R. Acad. Sc. 252, p. 2310-2312.

(1961) b - Influence maternelle non génétique modifiant la vitesse du développement chez le phasme Carausius morosus, relation entre la vitesse de développement et l'évolution pigmentaire. C.R. Acad. Sc. 252, p. 2605-2607.

(1961) c - Recherche sur le déterminisme des gènes de pigments chez le phasme Carausius morosus. C.R. Acad. Sc. 252, p. 3663-3665.

(1961) d - Rôle des glandes endocrines dans la génèse des pigments chez un phasme, comparaison avec les faits connus chez les acridiens. Symposia genetica et biologica italica. Volume X, p. 235-249.

RAU. P. et RAU. N. (1913) - The biology of Stagomantis carolina. Trans. Acad. Sci. St-Louis., 22, p. 1-57.

ROEDER K.D. (1937) - An experimental analysis of the sexual behaviour of the praying Mantis (Mantis religiosa). Biol. Bull. Vol. LXIX n° 2, p. 203-219.

ROLLINAT M. (1921) - L'élevage de la mante religieuse. Bull. Soc. Nat. d'Acclimation de France, p. 8-9.

SANNIE Ch. (1937) - Chromatographie sous pression. Bull. Soc. Chim. 4, p. 580-582.

SANSON J. (1953) - Recueil des données statistiques relatives à la climatologie de la France. Mémorial Météorol. Nationale, 30, 148 p., 1 carte hors t.

SCLEIP W. (1913) - Der Farbwechsel von Dixippus morosus. Zool. Jahr. Physiol. 30, p. 45-132.

SHEMIN D., RITTENBERG D. (1946) - The Biological utilization of glycine for the synthesis of the protoporphyrin of hemoglobin. J. Biol. Chem. 166, p. 621-636.

SIEDEL W. (1940) - Über die Violetstufe der Gmelinschen Reaktion. Z. physiol. chem. 267, p. 37-78.

TIXIER R. (1947) - Contribution à l'étude de l'ester méthylique de la IX^e Bili-verdine. Bull. Soc. Chim. Biol. 27, p. 621-626.

TOUMANOFF K. (1927) - Sur le rapport entre la formation du pigment vert figuré et la nutrition chez Dixippus morosus. C.R. Soc. Biol. p. 1392-1393.

(1928) - Sur le rapport entre la pigmentation et l'alimentation chez Dixippus morosus. C.R. Soc. Biol. Paris, p. 198-200.

VILLARD J. (1903) - Contribution à l'étude des chlorophylles animales. C.R. Soc. Biol. 55, p. 1580-1582.

WATSON C.J. (1938) - Handbook of hematology. Edited by Hal. Downey, Vol. IV, p. 2446-2580.

(1938) - Hamish Hamilton London,

(1942) - N. England, J. Med. 227, p. 665-672.

WHITE M.J.D. (1941) - The evolution of sex chromosomes in praying mantids, J. Genetics, 42, p. 143-176.

WITH T.H. (1960) - Biologie der Gallenfarbstoffe G. Thieme éditeur Stuttgart. 377 pages.

